FEINDDRUCK AUF DIE WATTFAUNA DER NORDSE

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Karsten Reise
aus Kiel

Göttingen 1976

FEINDDRUCK AUF DIE WATTFAUNA DER NORDSEE

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Karsten Reise
aus Kiel

Göttingen 1976

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7
Referent: Professor Dr. P. Ax
Korreferent: Dr. W. Westheide
Tag der mündlichen Prüfung: 1.7.1976

Dank sage ich Herrn Professor Dr. P. Ax für die wissenschaftliche Betreuung der Arbeit. Die Biologische Anstalt Helgoland stellte dankenswerterweise einen Arbeitsplatz in der Litoralstation List/Sylt zur Verfügung. Gefördert wurden die Untersuchungen durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Schwerpunktprogramm "Litoralforschung - Abwässer in Küstennähe".

Über die zahlreichen Anregungen und praktischen Hilfen von D.Blome, W.Brüchmann, R.Doerffer, B.Ipsen, A.Kruse, G.Luther, H.Mock, H.Rath, D.Reise, E.Reise, M.Söhl, M.Sturm, G.Tzschaschel, W.Westheide und E.Ziegelmeier habe ich mich sehr gefreut und möchte mich hier nocheinmal aufs herzlichste bedanken.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534923_0011

Inhalt

		Seite
A.	Einleitung	1
B.	Gebiet, Material und Methoden	3
	I. Gebiet und Material	3
	II. Entnahme und Bearbeitung der Sedimentproben	10
	III. Experimentelle Methoden	11
C.	Struktur der Siedlungsgemeinschaften	15
	I. Physiognomie	15
	1. Corophium-Siedlung	15
	2. Zostera nana-Watt	18
	3. Arenicola-Sandwatt	24
	4. Muddwatt	27
	II. Strukturelle Kennzeichen	29
	1. Konstanz der Arten	29
	2. Artenarealkurven	30
	3. Mittlere Artendichte	32
	4. Dominanz und Diversität	32
	III. Synthese	39
D.	Feinddruck auf die Siedlungsgemeinschaften	41
	I. Räuberische Arten im Möwenbergwatt	41
	1. Räuber der Epifauna und des Nektons	41
	a. Küstenvögel	41
	b. Fische und räuberische Crustaceen	43
	c. Sonstige Räuber	58
	2. Räuber der Endofauna	60
	a. Nephtys hombergi	60
	b. Anaitides mucosa	64
	c. Nemertinen	67
	d. Sonstige Räuber	70
	3. Vergleich der Beutespektren	71

Seite

II. Einfluß der Bodenstrukturen auf den Feinddruck 72

1. Korngrößen des Sediments 72

2. Sedimentdurchwurzelung 73

III. Aussperrung temporärer Räuber der Wattfauna 75

1. Muddwatt 76

a. Käfige mit 1 mm Maschenweite 76

b. Käfigserien mit verschiedenen Maschenweiten 87

2. Sandwatt 101

a. Käfige mit 1 mm Maschenweite 101

b. Käfig mit 20 mm Maschenweite 106

3. Seegraswatt 108

a. Käfige mit 1 mm Maschenweite 108

b. Käfige mit 20 mm Maschenweite 117

4. Corophium-Zone 121

a. Käfig mit 1 mm Maschenweite 121

b. Käfige mit 20 mm Maschenweite 122

5. Gegenüberstellung 126

E. Diskussion 128

F. Zusammenfassung 134

G. Literatur 137

A. Einleitung

Über die Verteilung und Häufigkeit der Makrofauna in den eulitoralen Weichböden der Nordsee haben THAMDRUP (1935), WOHLENBERG (1937), LINKE (1939) u.a. eingehend berichtet. Die Frage nach der Kausalität realisierter Siedlungsgemeinschaften blieb in diesen Arbeiten noch weitgehend unbeantwortet und seither erfolgten auch nur wenige Untersuchungen, die in diesem Zusammenhang über bloße Korrelationen hinausgingen.

MEADOWS (1964) und GRAY (1966) konnten in Experimenten zeigen, daß spezifische Bakterienfilme auf Sandkörnern Besiedlungen auslösen können. WOODIN (1974) gelang der Nachweis, daß in einem Schlickwatt die Verteilung der Polychaeten nicht von physikalischen Faktoren abhängt, sondern von Platzkonkurrenz bestimmt wird. In der vorliegenden Arbeit wird untersucht, welchen Einfluß der Feinddruck auf die Zusammensetzung der Siedlungsgemeinschaften hat. Der Begriff 'Feinddruck' steht für die Auswirkungen räuberischer Arten auf die übrige Fauna.

Im Felslitoral verursacht die Aussperrung der Räuber wesentliche Änderungen in der Siedlungsstruktur (CONNELL 1961, DAYTON 1971, PAINE 1966, 69, 71, 74), während WOODIN (1974) in dem von ihr untersuchten eulitoralen Schlickgebiet keinen wesentlichen Einfluß räuberischer Arten feststellen konnte.

Auch die meisten zusammenfassenden Darstellungen zur Ökologie der Wattfauna in der Nordsee hinterlassen den Eindruck, daß räuberische oder jagende Formen im Watt nur spärlich vertreten sind. GESSNER (1957) erwähnt nur Nephtys hombergi und Nereis

pelagica, wobei letzterer gar nicht zur Weichbodenfauna zählt. NEWELL (1970) nennt für das Watt zwar die Nephtys-Arten, aber ein so wichtiger Räuber wie Carcinus maenas wird von ihm unter die Aasfresser eingereiht. Bei DÖRJES (1970) steht für jagende Tiere: „Neben einigen sporadisch auftretenden Aphroditidae [+] ist auf dem Watt nur der Borstenwurm Nephtys hombergi als Vertreter dieser Gruppe von Wichtigkeit." ELTRINGHAM (1971) schreibt, daß die bedeutendsten Räuber nicht unter den permanenten Wattbewohnern zu suchen sind sondern unter den Küstenvögeln.

Die vorliegende Arbeit belegt dagegen, daß auch im Watt räuberische Arten zahlreich sind und daß sie, ebenso wie im Felslitoral, entscheidenden Einfluß auf die Siedlungsstrukturen haben.

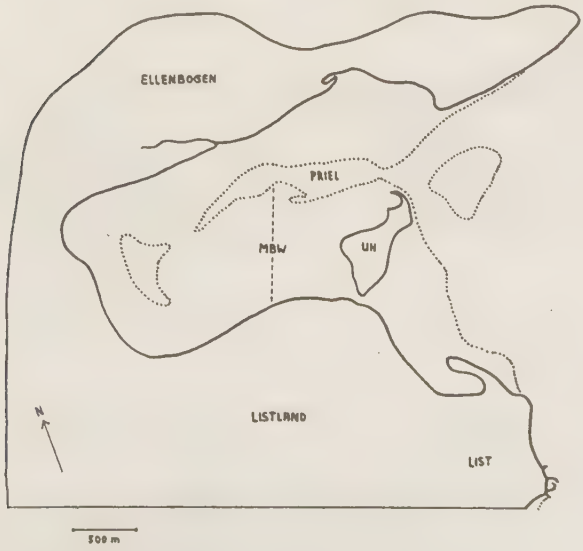
[+] wahrscheinlich Polynoidae

B. Gebiet, Material und Methoden

I. Gebiet und Material

Die Untersuchungen erfolgten im Königshafen, einer flachen Bucht am Nordende der Insel Sylt (östliche Nordsee). Der Königshafen öffnet sich nach Osten und ist so gegen die vorherrschenden westlichen Winde geschützt (Abb.1). Der mittlere Tidenhub beträgt 1,70 m, so daß bei Ebbe etwa 3,8 km^2 Sand- und Schlickflächen im Königshafen frei fallen.

Abb.1. Der Königshafen an der Nordspitze der Insel Sylt
——— Hochwasserlinie, ····· Niedrigwasserlinie,
------ Profil durch das Möwenbergwatt (MBW), UH = Uthörn



Salzgehaltschwankungen sind nur gering, da kein wesentlicher Süßwasserzufluß vorhanden ist. Nach WOHLENBERG (1937) und HICKEL (1975) schwankt der Salzgehalt zwischen 29,6 und 32,6 °/oo. Das Monatsmittel der Wassertemperatur liegt im Sommer zwischen 18 und 19°C, im Winter zwischen 0 und -2°C. Im Sommer steigt in kleinen Wasserlachen während der Ebbe die Temperatur nur selten bis auf 27°C und in den zurückliegenden 25 Jahren bildete sich im Winter nur dreimal eine dauerhafte Eisdecke.

Entlang einer Profillinie durch das Möwenbergwatt im inneren Königshafen habe ich vier Stationen zur genaueren Beobachtung ausgewählt (Abb.1 und 2). Es sind dies nahe der Hochwasserlinie (HWL) die Corophium-Siedlung in einem Arenicola-Watt, darauf folgt das Seegraswatt mit Zostera nana, das abgelöst wird von einem weiten Arenicola-Sandwatt. Zum Hauptpriel, bzw. zur Niedrigwasserlinie (NWL) hin befinden sich Muddwattflächen im Schutz der Miesmuschelbänke.

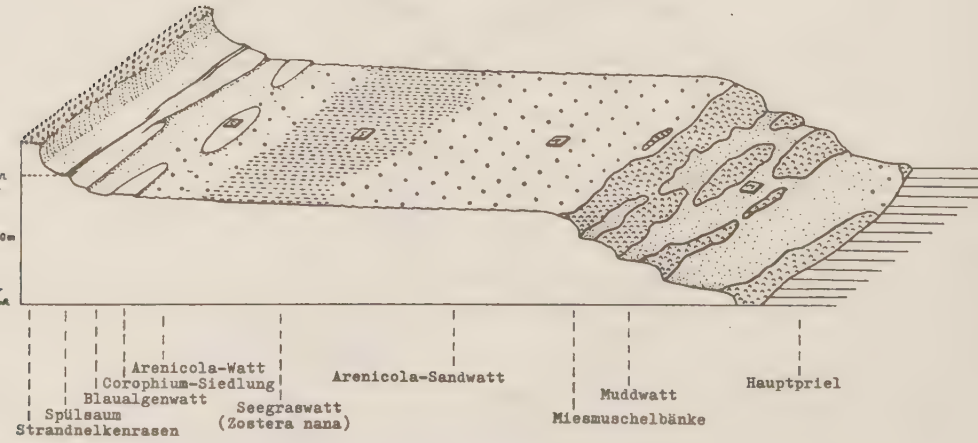


Abb.2. Profil durch das Möwenbergwatt.
Die Entfernung von der Hochwasserlinie vor dem Möwenberg bis hin zur Niedrigwasserlinie am Hauptpriel beträgt 900 m, der Niveauunterschied liegt bei 1,70 m. Die Lage der vier Stationen ist durch Rechtecke gekennzeichnet.

Die Sedimente im Königshafen hat WOHLENBERG (1937) ausführlich beschrieben. Das Vorherrschen von Grobsand im inneren Königshafen ist nicht durch die Strömung bedingt, sondern ist auf eingewanderte Dünen und die künstliche Sandaufspülung (Insel Uthörn) von 1936-39 zurückzuführen. Besonders im strandnahen Bereich ist der Anteil großer Partikel deutlich und nur das Muddwatt zwischen den Miesmuschelbänken setzt sich aus feineren Korngrößen zusammen (Abb.3a).

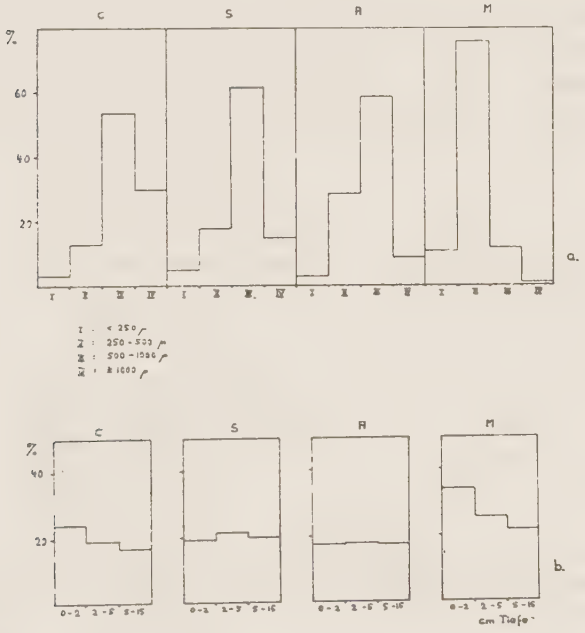


Abb.3. Korngrößenverteilungen (a) und Wassergehalt im Sediment während der Ebbe (b) bei den vier Stationen im Möwenbergwatt. Zur Korngrößenbestimmung wurde das Sediment getrocknet und anschließend mit einem Siebsatz in Fraktionen unterteilt. (Diese Methode erfaßt die feinsten Partikel nicht vollständig.) Der Wassergehalt ist in Prozenten vom Frischgewicht des Sediments angegeben.
C = Corophium-Siedlung, S = Seegraswatt, A = Arenicola-Sandwatt, M = Muddwatt

Der Wassergehalt im Sediment während der Ebbe ist im Muddwatt am höchsten (Abb.3b). Im Corophium-Watt bewirken eine Kleischicht und die Corophium-Röhren einen Staueffekt.

Zur Turbulenz- und Sedimentationsmessung wurden für eine Dauer von 49 Tagen Röhren in das Sediment gesteckt, die 5 und 15 cm herausragten. Die Röhren mit der Öffnung 5 cm über der Sedimentoberfläche erfassen bodennahe Turbulenz und Sedimentation, während die Röhrenöffnungen in 15 cm Höhe überwiegend nur die Sedimentation auffangen. Die Meßwerte zeigen, daß die bodennahe Turbulenz im Arenicola-Watt mit Abstand am größten ist. Im Muddwatt ist die Sedimentation am höchsten, dies belegt der nahezu gleichbleibende Wert um 40 g in beiden Röhren (Tabelle 1).

Tabelle 1: Turbulenz- und Sedimentationsmessungen

Höhe der Röhrenöffnung über der Sedimentsoberfläche	Wattgebiet		
	S	A	M
5 cm	34,6	124,4	37,0
15 cm	17,1	52,6	41,7

Angaben in g Trockengewicht pro Röhre ($R\ddot{o}hrenöffnung\ 10{,}2\ cm^2$)

S = Seegraswatt A = Arenicola-Sandwatt M = Muddwatt

In der folgenden Liste sind alle Arten angegeben, auf die im Text Bezug genommen wird:

Hydrozoa

Hydractinia echinata (FLEMING)
Campanularia integra MAC GILLIVRAY

Anthozoa

Metridium senile (L.)
Sagartia troglodytes (PRICE)
Sagartiogeton viduata (O.F.MÜLLER)

Gastropoda

Hydrobia ulvae (PENNANT) [1)]
Littorina obtusata L.
Littorina jugosa (MONTAGU) (= L.saxatilis ssp.jugosa)
Littorina littorea L.
Buccinum undatum L.
Retusa obtusa MONTAGU
Alderia modesta (LOVEN)
Aeolidia papillosa (L.)

Bivalvia

Mytilus edulis L.
Cardium edule L.
Venerupis pullastra MONTAGU
Spisula subtruncata DA COSTA
Macoma baltica L.
Angulus tenuis DA COSTA
Scrobicularia plana (DA COSTA)
Abra alba (W.WOOD)
Mya arenaria L.

Nemertini

Amphiporus lactifloreus (JOHNSTON)
Tetrastemma melanocephalum (JOHNSTON)
Lineus viridis (FABR.) JOHNSTON

Polychaeta

Harmothoe imbricata (L.)
Harmothoe sarsi (KLINGBERG)
Pholoe minuta (FABR.)
Eteone longa (FABR.)
Anaitides mucosa (OERSTED)

Microphthalmus aberrans (WEBSTER & BENEDICT) 2)
Nereis diversicolor O.F.MÜLLER
Nereis virens SARS.
Nephtys hombergi SAVIGNY
Scoloplos armiger (O.F.MÜLLER)
Spio filicornis (O.F.MÜLLER)
Polydora ligni (WEBSTER) 3)
Pygospio elegans CLAPAREDE
Malacoceros fuliginosus (CLAPAREDE)
Tharyx marioni (SAINT -JOSEPH)
Capitella capitata (FABR.)
Heteromastus filiformis (CLAPAREDE)
Arenicola marina (L.)
Pectinaria koreni MALMGREN
Ampharete acutifrons (GRUBE)
Lanice conchilega (PALLAS)
Fabricia sabella EHRENBERG

Oligochaeta

Peloscolex benedeni (D'UDEKEM)

Crustacea

Praunus flexuosus O.F.MÜLLER
Gammarus locusta (L.)
Gammarus marinus LEACH
Corophium volutator (PALLAS)
Corophium arenarium CRAWFORD
Crangon crangon (L.)
Carcinus maenas (L.)
Eupagurus bernhardus (L.)

Asteroidea

Asterias rubens L.

Pisces

Platichthys flesus (L.)
Pomatoschistus microps (KRÖYER)

Aves

Sturnus vulgaris L.
Branta bernicla (L.)
Tadorna tadorna (L.)
Anas platyrhynchos L.
Anas penelope L.
Somateria mollissima (L.)

Charadrius hiaticula L.
Calidris alpina (L.)
Tringa totanus L.
Limosa lapponica (L.)
Haematopus ostralegus L.
Larus ridibundus L.
Larus argentatus PONTOP.

Anmerkungen:

1) Detaillierte Untersuchungen ergaben, daß H.ventrosa (MONTAGU) und H.neglecta MUUS im Königshafen fehlen.

2) Im folgenden als M.spec. aufgeführt, da unter dem Binokular keine Unterscheidung von ähnlichen Arten der Gattung möglich war. Stichproben ergaben meist nur M.aberrans.

3) Im folgenden als P.spec. aufgeführt, obwohl die vorhandene Occipitalantenne auf P.ligni hinweist. Entgegen der Beschreibung in HARTMANN-SCHRÖDER (1971) sind die Individuen jedoch nie farblos, sondern gelb mit schwarzgesäumten Tentakeln, Prostomium und gelegentlich auch dem Pygidium. Die Röhren sind auch nicht U-förmig, sondern Y-förmig oder unverzweigt. In einer Kleikante am Hauptpriel des Königshafens kommen indessen Individuen vor, die der Beschreibung in HARTMANN-SCHRÖDER entsprechen. P.ciliata (JOHNS.) bewohnt im Königshafen die größeren Gehäuse von L.littorea. RASMUSSEN (1973) bezeichnet P.ligni als eine Unterart von P.ciliata, da er Übergänge zwischen beiden feststellen konnte. HEMPEL (1957) beschreibt die Lebensweise von P.quadrilobata JACOBI im Königshafen, die weitgehend übereinstimmt mit der des 'P.spec.'. Ein Pygid mit vier breiten abgestutzten Lappen konnte ich jedoch nie beobachten. Wie auch schon MUUS (1967) betont, ist eine Revision dieser Polydora-Arten erforderlich.

II. Entnahme und Bearbeitung der Sedimentproben:

Die Sedimentproben zur quantitativen Bearbeitung der Endofauna habe ich mit einem eisernen Stechkasten, Grundfläche 10 x 10 cm und Stichtiefe 20 cm, entnommen. Über eine Schiebevorrichtung konnte eine Seite des Stechkastens nach der Probenentnahme geöffnet werden. Den Sedimentkern habe ich nach Tiefenschichten 0-2, 2-5, 5-20 cm fraktioniert entnommen. Um den jeweils vorherrschenden Größen der Makrofauna Rechnung zu tragen, untersuchte ich die drei Tiefenfraktionen unterschiedlich.

- Fraktion 5-20 cm: im Freiland bei 1 mm Maschenweite gesiebt, Bearbeitung des Siebrestes im Labor
- Fraktion 2-5 cm: im Labor bei 0,5 mm Maschenweite gesiebt
- Fraktion 0-2 cm: in einem 1000 ml Becherglas ausgewaschen, den Überstand durch ein Sieb mit 0,25 mm Maschenweite gegossen; abschließend Untersuchung des gereinigten Sandes auf anhaftende Formen und auf solche gleichen spezifischen Gewichts.

Den Siebrest spülte ich jeweils in weiße Schalen. Von dort habe ich die Tiere mit einer Federstahlpinzette entnommen.

Die Aussortierung der Tiere erfolgte stets am lebenden Material. Dieses Vorgehen erbrachte wesentlich höhere Individuenzahlen gegenüber vorher fixiertem Material. Besonders die beweglichen Jugendstadien konnten so besser erkannt werden. Zur Determinierung und Aufschlüsselung des Materials nach Geschlecht und Größenklassen wurden die Tiere im Seewasser durch $MgSO_4$ - Zusatz betäubt.

III. Experimentelle Methoden

Zur Aussperrung räuberischer Arten der Epifauna, des Nektons und nahrungssuchender Vögel habe ich Gaze-, Draht- und Netzkäfige über kleineren Wattflächen aufgestellt.

Um Wattflächen frei von großen Bodenfischen und Vögeln zu halten, grub ich mit Nylonnetz (20 mm Maschenweite) bespannte Stahlrohrgestelle in den Wattboden ein. Die Grundflächen dieser Käfige betrugen 2,25 , 9 und 25 m^2 (Abb.4).

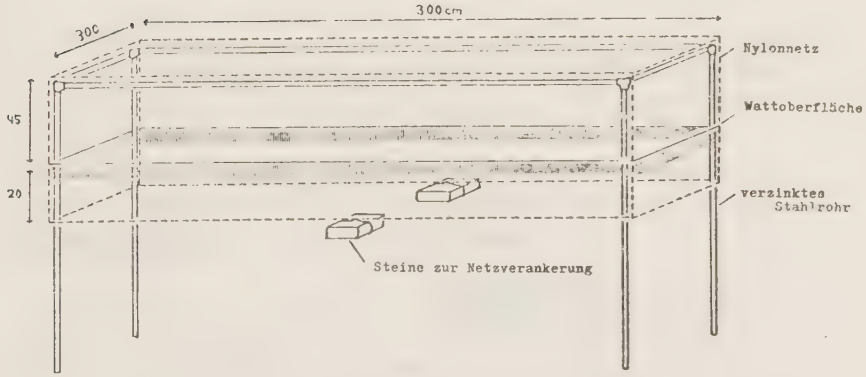


Abb.4. Netzkäfig zur Aussperrung großer Bodenfische und der Vögel

Käfige zur Aussperrung kleinerer Räuber hatten eine Grundfläche von 2500 cm^2. Für 5 mm Maschenweite nahm ich verzinkten Siebdraht und für 2, 1 und 0,5 mm Monodur-Gaze. Über vier, ca.50 cm in den Boden reichende Eisenstangen stülpte ich Gazehauben von 50 x 50 x 25 cm, die an den unteren Rändern 10 - 15 cm tief ins Sediment reichten (Abb.5).

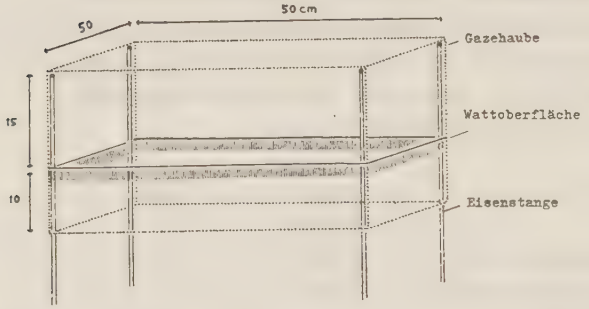


Abb. 5. Gazekäfig zur Aussperrung temporärer Räuber

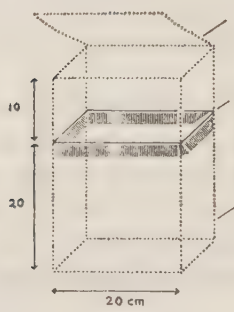


Abb.6.
Rundum geschlossener Gazekäfig

Ein Verkleben der engen Maschen durch Diatomeenbewuchs ist von weidenden Schnecken (Littorina littorea) verhindert worden, von denen ich zehn in jeden Käfig gesetzt habe.

Räuberische Arten der Endofauna habe ich mit überhöhter Siedlungsdichte in rundum geschlossene Gazekäfige eingesetzt. Das Einsetzen dieser Gazekäfige war kompliziert und erfolgte in den folgenden Schritten (siehe auch Abb.6):

- Ausheben eines Sedimentkerns (20 x 20 cm und 25 cm tief) mit einem eigens konstruierten Scherenbodengreifer
- Überziehen des Bodengreifers mit einer vorgefertigten Gazehaube
- Einsetzen der Gazehaube mit Bodengreifer und Sediment in das entstandene Loch
- vorsichtiges Herausziehen des Bodengreifers aus der Gazehaube
- Verschließen der Gazehaube durch Annähen eines Gazedeckels.

Zur Nahrungswahl räuberischer Arten habe ich Versuche in Aquarien durchgeführt. In Becken mit 440 oder 715 cm^2 Grundfläche setzte ich Sedimentkerne entsprechender Größe in natürlicher Lagerung ein und überschichtete sie mit Seewasser. Nach drei Tagen konnte ich über einen Vergleich mit dem Kontrollaquarium (ohne Räuber) ermitteln, welche Beuteorganismen von den eingesetzten Räubern ausgewählt worden waren.

Zum Vergleich von experimentell veränderter Besiedlung mit der einer Kontrollfläche habe ich Stichprobenserien vorgenommen, deren Umfang sich an der Verteilungsstruktur der Gesamtbesiedlung orientierte. Die Häufigkeitsverteilungen für die einzelnen Arten habe ich zunächst mit der F-Statistik auf Gleichheit der Varianzen untersucht. Da in fast allen Fällen sich die Varianzen als signifikant verschieden erwiesen, war die Anwendung

des t-Testes nicht vertretbar. Daher habe ich die Häufigkeitsverteilungen auf gleiche Mittelwerte der Grundgesamtheiten nach dem FISCHER-BEHRENS-Verfahren geprüft. Ließen sich die Häufigkeitsdaten nicht mehr einer Normalverteilung zuordnen, habe ich mit dem verteilungsfreien Homogenitätstest von KOLMOGOROFF und SMIRNOFF untersucht, ob sie aus derselben Grundgesamtheit stammen. Mittelwertsunterschiede wurden auf dem 5 %-Niveau als gesichert betrachtet. Beide Testverfahren sind in SACHS (1969) beschrieben.

C. Struktur der Siedlungsgemeinschaften

Die Struktur von Siedlungsgemeinschaften wird im allgemeinen über die Anordnung von Individuen und Arten in abgrenzbare Kategorien beschrieben (WATLING 1975). Dieses Konzept ist nicht ganz unproblematisch, da bei der Kategorisierung der Fauna der Grad der Abstraktion je nach dem Untersuchungsobjekt wechselt. Selbst die Art ist nicht immer eine sinnvolle ökologische Kategorie. Jugendstadien können eine völlig andere Nische belegen als ältere Tiere.

Ich habe daher der Besprechung der numerisch-strukturellen Kennzeichen als Gegengewicht eine kurze Beschreibung des äußeren Erscheinungsbildes (Physiognomie) der Siedlungsgemeinschaften im Möwenbergwatt vorangestellt.

I. Physiognomie

1. Corophium-Siedlung

Nahe der HWL befinden sich in einem Sandwatt, das dicht mit Arenicola marina besiedelt ist, tafelartige Erhöhungen mit Corophium volutator und Nereis diversicolor, die auch schon von WOHLENBERG (1937) beschrieben wurden (vergl.Abb.2).

Die Schemazeichnung in Abb.7 stellt die wichtigsten Besiedler aus der Makrofauna zusammen. Das Sediment ist äußerst lagebeständig. An der Oberfläche ist es durch eine Schleimschicht von Cyanophyceen und Diatomeen 'versiegelt' und durch bis zu 2 cm tiefe Röhren von Corophium und Pygospio stabilisiert. Im Sommer kommen auf einen cm^2 etwa 10 senkrechte Röhren! Frei im Sediment grabende Formen, wie etwa Scoloplos armiger, fehlen in diesem Siedlungsgebiet. Vermutlich ist das Palisadensystem der Röhren für solche Arten undurchdringbar.

Ausgenommen sind nur die Nemertinen, vor allem Tetrastemma melanocephalum, der sich von den Corophien ernährt (BARTSCH 1973).

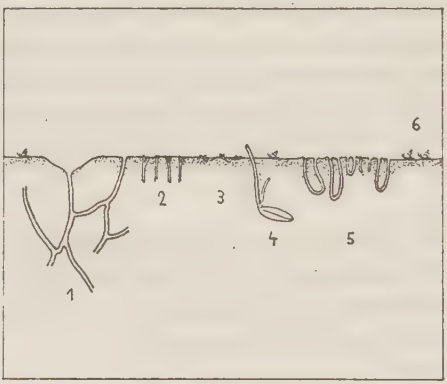


Abb.7. Schematische Darstellung der Corophium-Siedlung

1 Gangsystem von Nereis diversicolor
2 Pygospio elegans
3 Fabricia sabella
4 Macoma baltica
5 Wohnröhren von Corophium volutator
6 Hydrobia ulvae

Diese tafelartigen Corophium-Siedlungen sind scharf gegen das umgebende Arenicola-Watt abgegrenzt. In Abb.8 ist die Schärfe der Siedlungsgrenze dargestellt, belegt mit der Abundanz von Corophium und Pygospio.

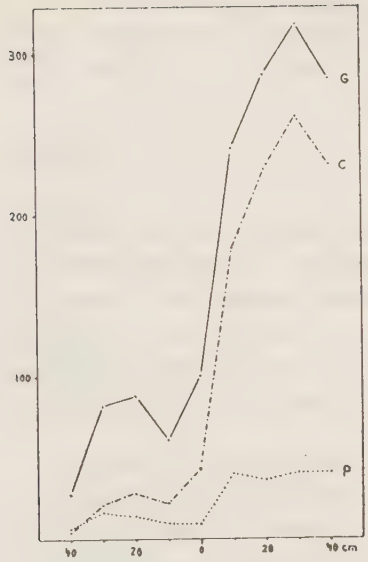


Abb.8. Profil über die Grenze einer Corophium-Siedlung am 29.8.1974

Auf der Abzisse ist der Abstand von der Grenzlinie in cm aufgetragen, auf der Ordinate sind die Individuendichten pro 100 cm^2 angegeben .

G = Gesamtindividuendichte
C = Corophium
P = Pygospio

Diese Grenze kann mitunter verschoben werden. Dabei geht das Verschwinden von Corophium und Pygospio mit einer Angleichung des Niveaus der Sedimentoberfläche an das der umgebenden Arenicola-Siedlung einher. Die seewärtige Grenze einer Corophium-Siedlung ging z.B. vom 28.8. bis zum 17.9.1974 um 80-100 cm zurück. Die Ursachen solcher Grenzverschiebungen sind nicht ganz klar. Zum Teil sind es junge Individuen von Arenicola marina, die in die Corophium-Siedlung einwandern,

das Sediment mit zunehmender Körpergröße mehr und mehr umlagern und so die kleinen Röhrenbewohner Corophium und Pygospio verdrängen. Dies geschah im Sommer 1974 westlich der Insel Uthörn. An anderen Stellen treten aber auch Grenzverschiebungen auf, ohne daß Arenicola daran beteiligt ist. Eine hohe Siedlungsdichte von Nemertinen im Grenzgebiet läßt vermuten, daß sie zumindest an den Grenzverschiebungen beteiligt sind.

2. Zostera nana - Watt

Die Seegraszone, hier mit Zostera nana als Aspektbildner, ist ebenfalls scharf gegen das umliegende Arenicola-Sandwatt abgegrenzt. Die Blattspreiten dieses Seegrases sind nur um 1 mm breit und meist nicht länger als 15 cm. Von einer 'Zostera-Wiese' kann man nur von Juli bis Dezember sprechen, in der übrigen Jahreszeit ist der Bedeckungsgrad nur sehr gering.

Gefressen wird das Seegras nur von Ringelgänsen (Branta bernicla) und zwar im Herbst und Winter. Dabei verwandeln sie Teile der Seegraszone in ein regelrechtes Trichterfeld, um auch an die Wurzeln des Seegrases zu gelangen. Die Fauna wird dadurch ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen (Tabelle 2). Insbesondere sind röhrenbewohnende Arten wie Pygospio elegans betroffen. Andererseits tragen diese Wühltrichter der Ringelgänse auch zu einem Mosaikmuster im Seegrasbestand bei und erhöhen so die Heterogenität des Standortes. Fraßspuren am Seegras, die von Wirbellosen herrühren könnten, habe ich nie beobachtet. Dagegen benutzen neben zahlreichen Diatomeenarten, die Anthozoe Sagartiogeton viduata,die Hydrozoe Campanularia integra und junge Miesmuscheln die Seegrasblätter als Anheftungssubstrat.

Tabelle 2 : Änderung der Besiedlung im Seegraswatt durch die Wühltrichter der Ringelgänse am 23.10.1975

Individuendichten pro 200 cm^2

	Ringelgans-wühltrichter	Kontrolle
Hydrobia	718	840
Littorina (2 Sp.)	68	68
Cardium	1	5
Mytilus	-	1
Macoma	6	7
Pygospio	14	64
Polydora	14	24
Malacoceros	14	4
Capitella	78	74
Scoloplos	8	12
übrige Polychaeten (4 Sp.)	1	5
Peloscolex	38	36
Nemertinen (2 Sp.)	-	3
Artendichte	12	18
Individuendichte	960	1143

Auf den Blättern von Zostera nana weiden die Schnecken Hydrobia ulvae und Littorina jugosa (Abb.9).

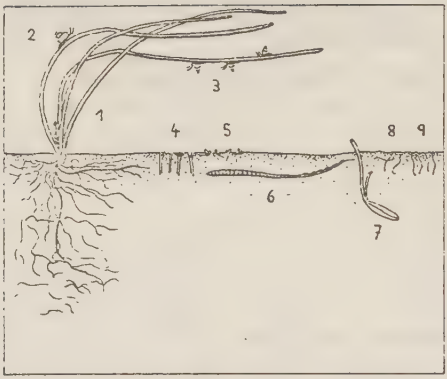


Abb.9. Schematische Darstellung der Siedlungsgemeinschaft im Zostera nana-Watt

1 Zostera nana
2 Littorina jugosa
3 Hydrobia ulvae
4 Pygospio elegans
5 Fabricia sabella
6 Scoloplos armiger
7 Macoma baltica
8 Capitella capitata
9 Peloscolex benedeni

Das dichte Wurzelwerk des Seegrases erstreckt sich bis in 15 cm Tiefe, lebende Wurzeln dringen aber nur bis 5 cm vor. Während in der Schlickkrebssiedlung die vielen Röhrenbewohner das Sediment stabilisierten, so sind es hier die Seegraswurzeln. Die Bestandsdichte von Zostera nana bleibt nicht ohne Einfluß auf die Fauna (Tabelle 3). Nicht nur die auf den Blättern weidenden Schnecken sind im dichten Bewuchs zahlreicher sondern auch die Arten der Endofauna. Bei Scoloplos armiger sind es nur die Individuen der 0-Gruppe, die signifikant häufiger sind. Pygospio elegans ist eine Ausnahme, indem die jungen Individuen

Tabelle 3 : Einfluß der Bestandsdichte von Zostera nana auf die Besiedlung (19.8.1975)

Individuendichten pro 250 cm^2
(je 10 Proben, 25 cm^2 und 5 cm tief)

Seegraswattfauna	spärlicher Bewuchs	dichter Bewuchs
Epifauna		
Hydrobia	710	1686
Littorina (2 Sp.)	1	18
Retusa	1	-
Carcinus (juv.)	2	-
Crangon (juv.)	2	1
Endofauna		
Cardium	-	3
Macoma	12	7
Polydora	14	52
Malacoceros	17	51
Capitella	53	163
Microphthalmus	-	13
Scoloplos < 15 mm lang	3	12
> 15 mm lang	17	15
Pygospio < 5 mm lang	93	41
> 5 mm lang	204	238
übrige Polychaeten (5 Sp.)	14	14
Peloscolex	74	104
Nemertinen (2 Sp.)	1	9
Artendichte	18	19
Individuendichte - Epifauna	716	1705
Individuendichte - Endofauna	502	722

auf den nur spärlich bewachsenen Flecken deutlich zahlreicher sind.

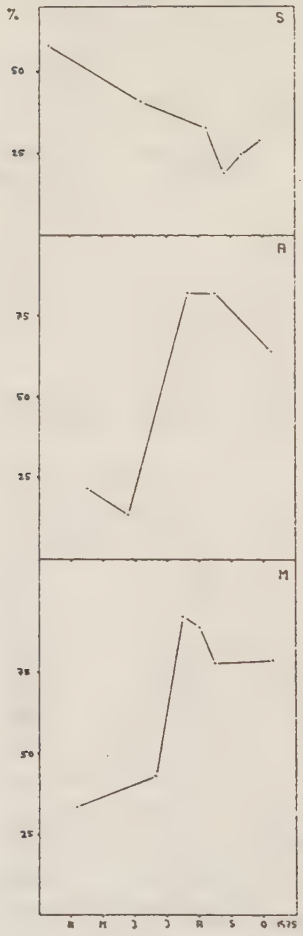


Abb.10.

Anteile der Individuen kürzer als 5 mm an den Siedlungen von Pygospio elegans im Seegraswatt (S), Arenicola-Sandwatt (A) und Muddwatt zwischen den Miesmuschelbänken (M) von April bis Oktober 1975

Insgesamt ist in der Endofauna des Seegrasgebietes das Individuenverhältnis stationär siedelnder zu mobilen Arten etwa 1:1,3 ; während in der Corophium-Siedlung dieses Verhältnis 1:0,01 beträgt.

Ein besonderes Merkmal der Siedlungsgemeinschaft im Seegraswatt ist, daß viele Populationen hier anders zusammengesetzt sind als in den umgebenden Wattgebieten. Ein Beispiel gibt der Polychaet Pygospio elegans, bei dem der Anteil juveniler Individuen im Seegraswatt vom Frühjahr bis zum Herbst 1975 zurückging. Im Arenicola-Sandwatt und im Muddwatt ist das Gegenteil der Fall (Abb.10).

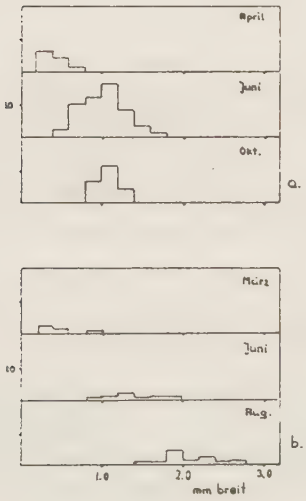


Abb.11.

Größenklassenverteilungen für Ampharete acutifrons, Königshafen 1975

a. Seegraswatt von März bis August 1975
b. Muddwatt von April bis Oktober 1975

Angaben in Individuen pro 1600 cm^2

Junggut von Ampharete acutifrons tritt im März/April 1975 mit einer Länge von mindestens 1,2 mm auf. Im Seegraswatt findet von April bis September zwar eine erstaunlich geringe Mortalität von nur 52% bei der 0-Gruppe statt (April: 431/m^2; Juli: 269; Sept.: 206), die Individuen erreichen bis dahin aber nur eine Länge von 15 mm und sind im Herbst noch nicht geschlechtsreif (Abb.11a).

Im Muddwatt dagegen beträgt im gleichen Zeitraum die Mortalität nahezu 100%, die Individuen erreichen jedoch schon eine Länge von 18-25 mm und etwa 20% tragen im Oktober schon Gameten (Abb.11 b).

Das vereinzelte Auftreten größerer und geschlechtsreifer Individuen in der Seegraszone im Winter legt nahe, daß Ampharete hier wohl zweijährig ist, im Muddwatt aber nur einjährig.

Junge Schnecken von Littorina littorea sind nur im Seegraswatt vorhanden und fehlen im umliegenden Sandwatt. Ältere Individuen sind in beiden Gebieten zahlreich. Die Population von Cardium edule setzt sich hier aus mehreren Jahrgängen zusammen, während alle Siedlungen im übrigen Königshafen aus einem Brutfall vom Sommer 1970 stammen (siehe S.28).

3. Arenicola - Sandwatt

Das weite Sandwatt, dessen Physiognomie von Arenicola marina geprägt wird, ist das ganze Jahr über verhältnismäßig individuenarm (Abb.12). Die Turbulenzmessungen nahe der Sedimentoberfläche zeigten bereits, daß hier kein lagebeständiger

Boden vorliegt (siehe S.6). Dafür ist sowohl das Gezeitenniveau als auch die Wühltätigkeit von Arenicola verantwortlich.

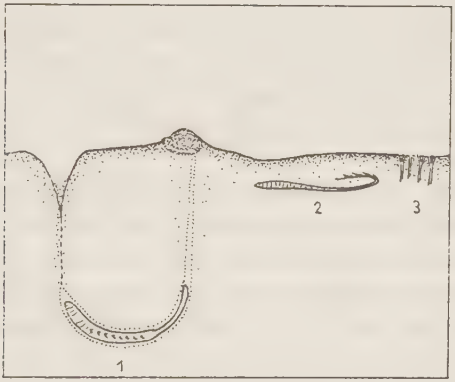


Abb.12. Schematische Darstellung der Siedlungsgemeinschaft im Arenicola-Sandwatt

1 Arenicola marina
2 Scoloplos armiger
3 Pygospio elegans

Mit einer feinen Gaze, in 5 cm Tiefe horizontal im Sediment ausgelegt, ohne die natürliche Bodenlagerung zu zerstören, habe ich Arenicola gezwungen, aus drei Flächen von 50 x 50 cm auszuwandern. Die Gaze stört seinen Trichterbau und verhindert die Kotabgabe an der Oberfläche. Schon nach einer Woche waren diese Flächen dicht mit Diatomeen überzogen, was auf eine ruhigere Sedimentlagerung hinweist.

Zwischen den Trichtern und Kothaufen des Wattwurms befindet sich aber dennoch eine hohe Siedlungsdichte des röhrenbauenden Pygospio elegans, so daß das Individuenverhältnis stationärer Siedler gegenüber den mobilen Formen der Endofauna bei 1:0,7 liegt. Es ist offensichtlich nicht so, daß ein bewegliches Sediment die Besiedlung durch Röhrenbewohner generell ausschließt. Man kann zwar oft beobachten, wie Pygospio-Röhren in die Freßtrichter von Arenicola rutschen, doch scheint dies nicht die Gesamtpopulation zu gefährden.

Der Population des Wattwurms fehlen in diesem Sandwatt jüngere Individuen. Eine Untersuchung im Frühjahr 1975 ergab, daß im Möwenbergwatt die Abundanzen der 0-Gruppe und die der älteren Tiere gegenläufig sind (Abb.13). Wahrscheinlich verhindert die Wühltätigkeit der zahlreichen älteren Würmer eine Ansiedlung der Jugendstadien. Die Population kann sich im Arenicola-Sandwatt also nur durch Einwanderung ausgewachsener Würmer erneuern.

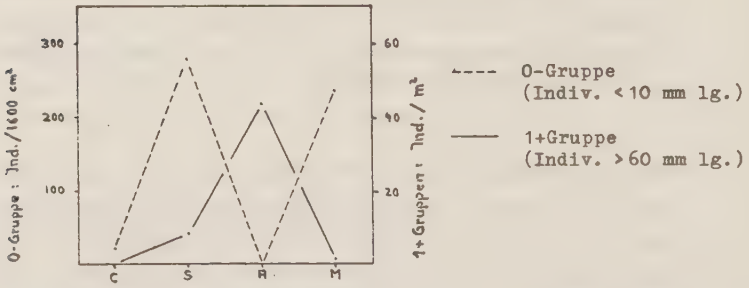


Abb.13. Abundanz der 0-Gruppe und 1+Gruppe von Arenicola marina im Möwenbergwatt (März/April 1975)

C = Corophium-Siedlung
A = Arenicola-Sandwatt
S = Seegraswatt
M = Muddwatt zwischen den Miesmuschelbänken

4. Muddwatt

Das Muddwatt im Strömungsschutz der Miesmuschelbänke ist wiederum sehr lagebeständig. Ein dichter Diatomeenteppich liegt dem Sediment auf. Im Frühsommer kriechen ausgewachsene Strandschnecken (Littorina littorea) von den Miesmuschelbänken auf die Muddwattflächen und weiden auf dem Diatomeenteppich. Im Herbst, wenn es stürmischer wird, ziehen sie sich wieder in den Schutz der Miesmuschelbänke zurück.

Abgesehen von dem tiefsiedelnden Heteromastus filiformis und dem räuberischen Nephtys hombergi bewohnen nur kleine Formen der Makrofauna das Muddwatt (Abb.14). Pygospio elegans und Peloscolex benedeni dominieren. Das Verhältnis stationärer zu mobilen Formen der Endofauna liegt bei 1:0,5. Dies gilt für den Sommer. Im Herbst beträgt es 1:3,3. Die Zusammensetzung der Muddwattfauna wechselt sehr im Jahresgang. Die Abundanz der meisten Arten ist im Herbst am niedrigsten.

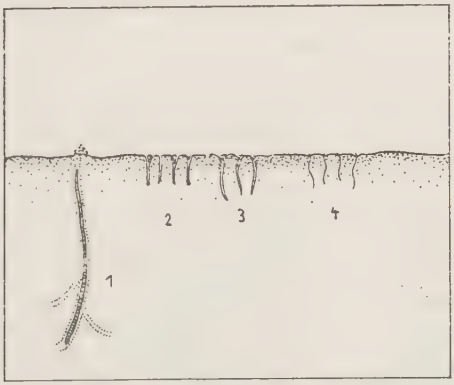


Abb.14.

Schematische Darstellung der Siedlungsgemeinschaft im Muddwatt

1 Heteromastus filiformis
2 Pygospio elegans
3 Tharyx marioni
4 Peloscolex benedeni

Die Herzmuschel Cardium edule kann sowohl im Sandwatt als auch im Muddwatt dichte Siedlungen bilden. 1974 befand sich im Muddwatt eine Population mit über 100 Individuen pro m^2, die im Frühjahr 1975 aber nicht mehr vorhanden war. Wie auch die übrigen Herzmuschelsiedlungen des Königshafens entstammte diese Population einem Brutfall vom Sommer 1970 (Abb.15). Eine Ausnahme bildet nur die Besiedlung im Seegraswatt, wo jedes Jahr ein Teil der O-Gruppe zur Weiterentwicklung kommt. Junggut erscheint zwar auch im Muddwatt fast zu jeder Jahreszeit, verschwindet aber wieder, bevor die Muscheln eine Länge von 2 mm erreichen können (Abb.16).

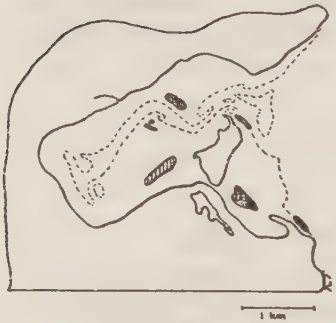


Abb.15.

Siedlungen von Cardium edule im Königshafen (Juni 1974)

1-3jährige Herzmuscheln

4 jährige Herzmuscheln

Junggut (<2 mm lang) war auf allen Wattflächen verbreitet

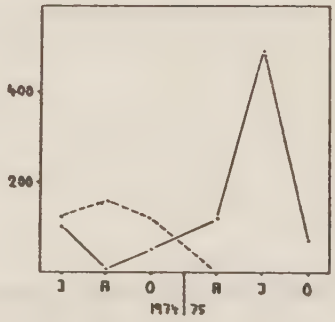


Abb.16.

Abundanz von Cardium edule, Juni 1974 bis Oktober 1975 im Muddwatt

---- vierjährige Individuen

—— Junggut (<2 mm lang)

Angaben in Individuen pro m^2

II. Strukturelle Kennzeichen

1. Konstanz der Arten

Die Konstanz der Arten bezieht sich auf die Stetigkeit, mit der die Arten in Parallelproben auftreten. Der größte Teil der Arten weist entweder eine sehr niedrige oder eine sehr hohe Konstanz auf. In Abb.17 habe ich die Arten in fünf Konstanzstufen eingeteilt und den entsprechenden prozentualen Anteil aufgetragen. In allen vier Wattgebieten überwiegen die Arten hoher Konstanz, im Seegraswatt nicht so deutlich wie in den anderen Gebieten. Die akzidentellen Arten sind dafür im Seegraswatt am stärksten, im Corophium-Watt am schwächsten vertreten. Arten mittleren Konstanzgrades setzen sich teils aus stark geklumpt verteilten Populationen zusammen, teils aus größeren Formen, auf deren Siedlungsdichte die Größe der Einzelproben mit 100 cm^2 nicht abgestimmt war.

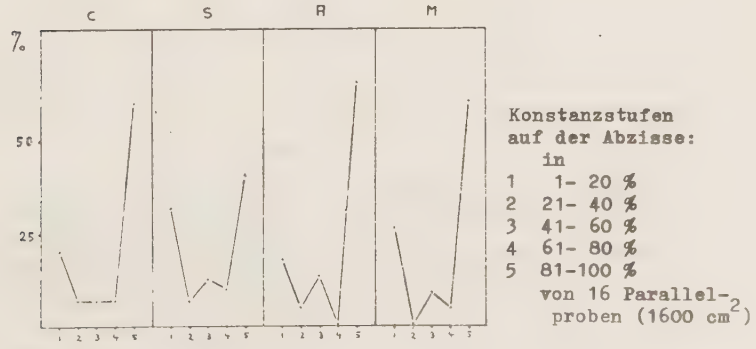


Abb.17. Konstanzkurven der Arten in der Corophium-Siedlung (C), dem Seegraswatt (S), dem Arenicola-Sandwatt (A) und in dem Muddwatt (M) in jeweils 16 Parallelproben von März bis April 1975

Auf der Ordinate ist der prozentuale Anteil der Arten pro Konstanzstufe eingetragen.

Vergleichend ergibt sich, daß die Konstanzkurve für die Artenzusammensetzung im Seegraswatt auf eine heterogene, womöglich mosaikartig gegliederte Besiedlung hinweist, während Corophium- und Arenicola-Siedlungen relativ homogen sind. Die Muddwattbesiedlung nimmt eine mittlere Stellung ein.

2. Artenarealkurven

Zu ähnlichen Ergebnissen führt eine Betrachtung der Artenarealkurven, in denen die Abhängigkeit der Artenzahl von der Flächengröße dargestellt wird. Da die Artenzahl einer Siedlungsgemeinschaft im allgemeinen begrenzt ist, besteht keine geradlinige Abhängigkeit, sondern die Steigung der Kurve läßt bei zunehmender Fläche nach. In der Zoozönologie werden diese Kurven verwandt, um die Größe des Minimalareals für die typische Artenkombination der Zoozönose zu bestimmen (BALOGH 1958).

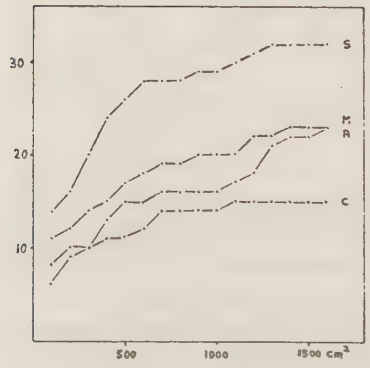


Abb.18.

Artenarealkurven für 16 x 100 cm²-Serien in der Corophium-Siedlung (C), dem Seegraswatt (S), dem Arenicola-Sandwatt (A) und im Muddwatt (M) von März bis April 1975

Auf der Ordinate sind die Artenzahlen eingetragen.

Im vorliegenden Fall ist sogar mit 1600 cm^2 im Arenicola-Watt dieses Minimalareal noch nicht gegeben (Abb.18). Ein Zeichen, daß es sich hier nicht um eine festgefügte Lebensgemeinschaft handelt sondern um ein instabiles Kolonisationsgebiet. Im Corophium-Watt dagegen ist schon bei einer Fläche von 700 cm^2 die Artenkapazität der Siedlung nahezu erreicht. Die vielfältige Strukturierung im Seegraswatt ermöglicht eine sehr hohe Artenzahl. Die obere Kapazität wird erst bei etwa der doppelten Fläche erreicht, d.h. die Besiedlung ist im Seegraswatt heterogener als in der Corophium-Siedlung. Das Muddwatt ist bei mittlerer Artenkapazität einheitlich besiedelt.

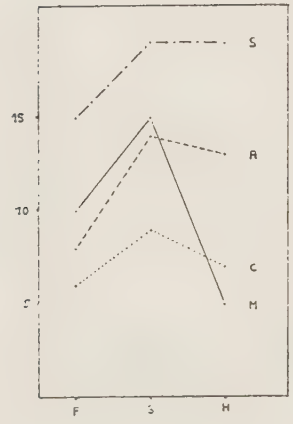


Abb.19.

Mittlere Artendichten pro 100 cm^2 im Möwenbergwatt

Auf der Abzisse bedeutet
F = Frühjahr,
S = Sommer und
H = Herbst

Die Symbole an den Kurven sind in Abb.18 erklärt.

3. Mittlere Artendichte

Diversität und Monotonie beziehen sich auf die innere Vielfalt an Lebensformen und Arten eines ökologischen Systems (ELLENBERG 1973). In Abb.19 ist als Maß für Diversität die mittlere Artenzahl pro 100 cm^2 für die vier Bereiche des Möwenbergwatts aufgetragen. Im Frühjahr nimmt die Artendichte in der Rangfolge: Seegraswatt, Muddwatt, Arenicola-Watt und Corophium-Siedlung ab. Bis zum Sommer steigt die Artendichte in allen Gebieten, bedingt durch die weiten Verbreitungsgebiete der Jungformen, die zu dieser Zeit sehr zahlreich sind. Im Herbst ist die Artendichte im allgemeinen wieder niedriger, im Muddwatt nimmt sie sogar so drastisch ab, daß sie nun in diesem Gebiet den geringsten Wert annimmt.

4. Dominanz und Diversität

Angenommen in einem Gebiet siedeln zwei Arten mit zusammen 100 Individuen, davon entfallen 99 auf die eine Art und nur ein Individuum auf die andere. In einem zweiten Gebiet siedeln drei Arten, ebenfalls zusammen 100 Individuen, aber diesmal im Verhältnis 1:1:1. Die Diversität ist dann in dem zweiten Gebiet nicht nur höher, weil eine Art mehr vorhanden ist, sondern auch weil die Individuen zusätzlich noch gleichmäßig verteilt sind. Es ist also wünschenswert, bei einer Diversitätsbetrachtung beide Aspekte zu berücksichtigen, Artenzahl und die Verteilung der Individuen auf die Arten.

Zunächst nur zur Verteilung der Individuen auf die Arten einer Siedlungsgemeinschaft: In Abb.20 habe ich für die jeweils sechs häufigsten Arten den prozentualen Anteil an der Gesamtindividuen-

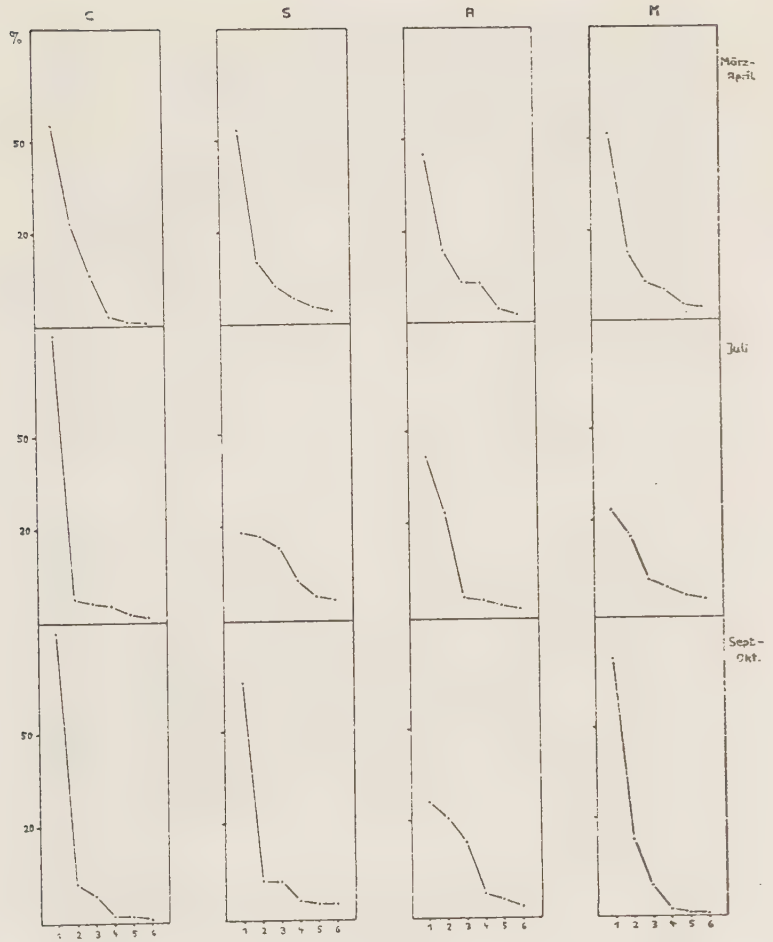


Abb.20. Dominanzkurven für die jeweils sechs individuenreichsten Arten der Siedlungsgemeinschaften im Möwenbergwatt 1975

Die Rangzahlen der Dominanz sind auf der Abzisse, die prozentualen Anteile an der Gesamtindividuenzahl auf der Ordinate angegeben.
Für die Bedeutung von C, S, A, M siehe Abb.18.

zahl aufgetragen[+)], für die vier Stationen im Möwenbergwatt im Frühjahr, Sommer und Herbst 1975. Im Frühjahr werden die Siedlungsgemeinschaften jeweils von einer Art, die über etwa 50% aller Individuen verfügt, dominiert. Im Corophium-Watt ist dies C.volutator, im Seegraswatt Hydrobia ulvae, im Arenicola-Sandwatt und im Muddwatt Pygospio elegans. Je steiler und tiefer die Dominanzkurven abfallen, desto geringer ist die Diversität der Individuenverteilung. Im Corophium-Watt entfällt schon auf die fünfte Art im Häufigkeitsrang nur noch 1% der Gesamtindividuenzahl. In den anderen drei Siedlungen fällt die Kurve weniger tief ab. Im Arenicola-Watt hat die vierte Art sogar noch über 10%. Dem Kurvenverlauf nach ist dies also das Wattgebiet mit höchster Diversität in der Verteilung der Individuen auf die Arten.

Die Dominanz ist am stärksten in der Corophium-Siedlung ausgeprägt, im Sommer und Herbst sogar noch deutlicher, da die Siedlungsdichte von C.volutator erheblich zunimmt. Im Seegraswatt und im Muddwatt tritt im Sommer ein ganz anderer Kurventyp auf. Die dominante Art hat nur noch die Hälfte des prozentualen Anteils verglichen mit dem des Frühjahrs. Der sigmoide Kurvenverlauf verspricht eine sehr hohe Diversität der Verteilung. Die Ursache liegt vor allem im Auftreten des Jungguts und im Seegraswatt zusätzlich an der Abundanzabnahme der dominanten Art Hydrobia ulvae.

Im Herbst tritt das gleiche Phänomen im Arenicola-Watt auf, während Seegraswatt und Muddwatt wieder an Diversität verlieren. Besonders im Muddwatt stellt sich eine monotone Gesellschaft mit den Dominanten Peloscolex und Heteromastus ein.

[+)] WHITTAKER (1965) spricht in diesem Zusammenhang von 'dominance-diversity curves' und wählt für die Ordinate logarithmische Einheiten. Ein Vorteil der log-Einteilung ist jedoch nicht ersichtlich. Da nur die Anordnung der häufigsten Arten diese Kurven prägt, ziehe ich die Bezeichnung 'Dominanzkurven' vor.

Tabelle 4 : Rangzahlen nach der relativen Höhe der Individuenzahlen für die jeweils häufigsten Arten, Möwenbergwatt 1975

F = Frühjahr S = Sommer H = Herbst

Corophium-Siedlung	F	S	H
Corophium volutator	1	1	1
Hydrobia ulvae	2	2	2
Nereis diversicolor	3	4	3
Pygospio elegans	4	3	6
Arenicola marina (juv.)	5		
Polydora spec.	6		5
Macoma baltica		5	4
Fabricia sabella		6	
Seegraswatt			
Hydrobia ulvae	1	1	1
Fabricia sabella	2	5	
Pygospio elegans	3	3	2
Peloscolex benedeni	4	6	4
Capitella capitata	5	4	3
Arenicola marina (juv.)	6		
Scoloplos armiger		2	
Polydora spec.			5
Malacoceros fuliginosus			6
Arenicola-Sandwatt			
Pygospio elegans	1	1	1
Scoloplos armiger	2	2	6
Peloscolex benedeni	3	3	5
Capitella capitata	3		4
Microphthalmus spec.	5		
Tharyx marioni	6		
Hydrobia ulvae		4	
Spio filicornis		5	2
Anaitides mucosa		6	
Cardium edule (juv.)			3
Muddwatt			
Pygospio elegans	1	1	4
Peloscolex benedeni	2	2	1
Tharyx marioni	3	4	5
Arenicola marina (juv.)	4		
Scoloplos armiger (juv.)	5		
Heteromastus filiformis	6	5	2
Hydrobia ulvae (juv.)		3	
Capitella capitata		6	3
Cardium edule (juv.)			5

In Tabelle 4 habe ich den jeweils sechs häufigsten Arten Rangzahlen nach ihren Individuendichten zugeordnet. Diese Tabelle ermöglicht in Ergänzung zu den Dominanzkurven einen Eindruck von der qualitativen Zusammensetzung der Dominanzstruktur. Im Corophium-Watt ändert sich im Jahresgang wenig. Im Seegraswatt treten besonders zum Sommer hin Veränderungen auf. Wesentliche Verschiebungen zum Herbst finden im Arenicola- und Muddwatt statt, allerdings unterschiedlicher Art. Im Arenicola-Watt kommen neue dominante Formen hinzu, im Muddwatt wurden vormals dominante Arten stark reduziert.

Eine große Anzahl von Diversitätsindizes ist aufgestellt worden, um die beiden Aspekte der Diversität, Artenzahl und Verteilung der Individuen auf die Arten, in einer Vergleichszahl zusammenzufassen. HEIP & ENGELS (1974) vergleichen in einer Arbeit über Copepodengesellschaften im marinen Interstitial allein sechs solcher Indizes. Durchgesetzt hat sich in den letzten Jahren die Shannon-Wiener-Funktion, entlehnt aus der Informationstheorie:

$$H = -\sum n_i/N \cdot \lg n_i/N$$

(N = Anzahl aller Individuen, n_i = Individuenzahl der Art i).

Dieser Funktion unterliegt die Frage: Wie schwierig ist es, richtig vorherzusagen, zu welcher Art das nächste Tier gehört, das ungezielt entnommen wird? Eine höhere Artenzahl und eine gleichmäßige Verteilung der Individuen auf die Arten steigert den Zahlenwert von H. Der Anteil, den die Individuenverteilung am Index hat, ist leicht zu berechnen. Bei gleichen Individuenanteilen, also maximaler Gleichmäßigkeit, ist H=lgS, mit S = Artenzahl. Damit läßt sich die Gleichmäßigkeit der Individuenverteilung auf die Arten ausdrücken als

$$e = H/\lg S$$

mit $e_{max} = 1$.

Die ökologische Bedeutung solcher Indizes ist ungewiß, da die verschiedensten Arten und ihre Individuen numerisch alle gleich behandelt werden, d.h. der qualitative Unterschied bleibt unberücksichtigt. Zudem geht die Dispersion als weitere strukturelle Komponente der Diversität nicht in die Berechnung mit ein. Während die qualitativen Unterschiede von keinem Index erfaßt werden können, kann aber noch die Dispersion numerisch mit eingegliedert werden.

Ich habe in die Shannon-Wiener-Funktion statt der Individuenzahlen den Konstanzgrad der Arten eingesetzt. Dies geschieht unter der Annahme, daß eine individuenreiche Art gleichzeitig einen hohen Konstanzgrad hat. Die hohen Individuenzahlen der dominanten Arten, die sonst den Wert des Index weitgehend allein bestimmen, gelangen so nur noch abgeschwächt in die Berechnung zugunsten der Arten mit geringeren Individuenzahlen. Ein zweiter Vorteil besteht darin, daß dieser neue Index im Wert auch ansteigt, je mehr Arten gleichhohen Konstanzgrad aufweisen; also je gleichmäßiger auch die kleinräumige Verteilung der Diversität ist. Damit ist auch die Dispersion der Arten mit in die Berechnung aufgenommen.

Dieser neue Index H_k kommt dem intuitiven Gefühl, welche der Besiedlungen diverser ist, am nächsten. Er verliert durch seine Komplexität allerdings an Verständlichkeit.

In Abb.21 habe ich eine Reihe von Diversitätskomponenten für die Siedlungsgemeinschaften des Möwenbergwatts im Frühjahr 1975 graphisch dargestellt. Artenzahl und Artendichte sind im Seegraswatt am höchsten, ebenso die Abundanz. Die vergleichsweise individuenarme Besiedlung im Arenicola-Watt führt dazu, daß hier die Relation von Artendichte zu Abundanz am höchsten ist. Der Individuenreichtum einiger dominanter

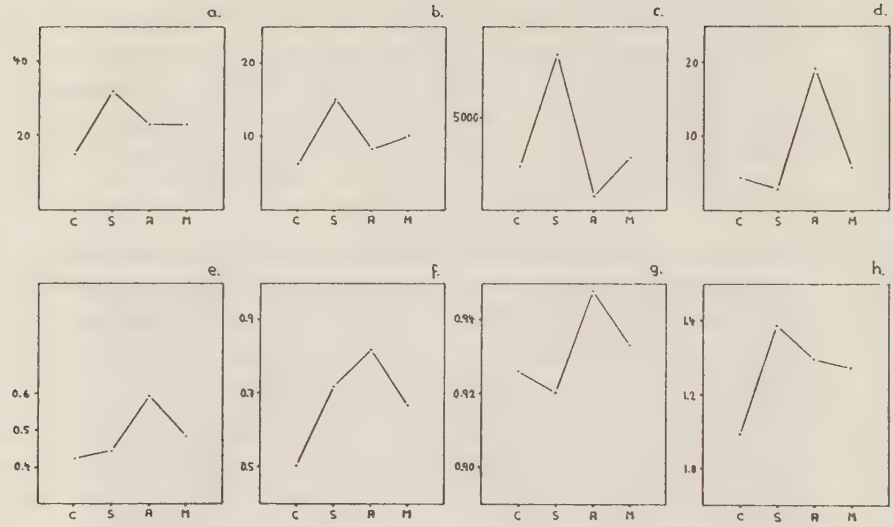


Abb.21. Diversitätskomponenten der Siedlungsgemeinschaften im Möwenbergwatt (März/April 1975)

a. Artenzahl pro 1600 cm^2
b. mittlere Artendichte pro 100 cm^2
c. Individuendichte pro 1600 cm^2
d. Artendichte x 100 / Individuendichte
e. eveness-index, bezogen auf Individuen pro Art
f. Shannon-index, bezogen auf Individuen pro Art
g. eveness-index, bezogen auf die Konstanz der Arten
h. Shannon-index, bezogen auf die Konstanz der Arten

Für die Bedeutung von C, S, A und M siehe Abb.18.

Arten im Seegraswatt führt dagegen zu einer niedrigen Verhältniszahl. Der übliche Shannon-Index H_a, basierend auf Artenzahl und Abundanzverteilung unter den Arten, ist ebenfalls stark abhängig von der Individuenzahl der dominanten Arten. Treten diese zurück, wie im Arenicola-Watt, so steigt auch die Gleichmäßigkeit der Individuenverteilung (eveness-index e_a). So kommt es, daß der individuenarmen Besiedlung im Arenicola-Watt trotz der geringen Artendichte der höchste Diversitätsindex zufällt.

Wird statt der Individuenzahlen dagegen der Konstanzgrad der Arten als Berechnungsgrundlage verwandt, dann kommt dem Seegraswatt die höchste Diversität in der Besiedlung zu. Hervorgerufen wird dies von der hohen Artenzahl. Der Kurvenverlauf ist aber nicht identisch mit dem der Artenzahlen oder Artendichten. Der relativ hohe Anteil konstant auftretender Arten im Arenicola-Watt bewirkt, daß hier die Diversität höher ist als im Muddwatt. Wie der Kurvenverlauf für den 'eveness(k)-index' zeigt, ist der Anteil der Arten mit gleichhoher Konstanz im Seegraswatt sehr gering, d.h. die Mosaikstruktur im Seegraswatt wirkt entgegengesetzt dem Gesamtindex H_k für Diversität.

III. Synthese

1) Die Corophium-Siedlung wird das ganze Jahr über durch die Individuendominanz von Corophium volutator geprägt. Artenkapazität und Artendichte sind sehr niedrig, die Besiedlung ist monoton. Die Grenzen der Siedlungsgemeinschaft sind scharf, biogen geprägt, aber nicht beständig.

2) Das Dominanzgefüge im Seegraswatt ändert sich zum Sommer, gleicht im Herbst aber wieder dem Frühjahr. Das Besiedlungsbild ist heterogen, mosaikartig gegliedert. Artenkapazität, Artendichte und Diversität sind sehr hoch. Der Seegrasbestand ist

durch biogene Diskontinuität scharf gegen das umliegende Watt abgegrenzt. Makrophytenbewuchs und individuenreiche Epifauna heben dieses Watt deutlicher von den anderen ab, als aus den numerischen Strukturkennzeichen ersichtlich ist.

3) Im Arenicola-Sandwatt bleibt das Dominanzgefüge von Frühjahr bis Sommer gleich, ändert sich aber weitgehend bis zum Herbst. Dieses Watt gleicht einem Kolonisationsgebiet mit hoher Einwanderungsquote aber geringen Möglichkeitem für ausdauernde Ansiedlung. Artendichte und Diversität sind relativ hoch. Das dominierende Element dieser Siedlung ist die Arenicola-Population mit ihrem Einfluß auf die Sedimentgestaltung.

4) Das Dominanzgefüge im Muddwatt ist sehr wechselhaft. Die Besiedlung ist uneinheitlich und die Arten- und Individuendichte nehmen zum Herbst hin drastisch ab. Die Diversität ist niedrig.

5) Unter Berücksichtigung aller strukturellen Kennzeichen kann die artenarme Corophium-Siedlung und die artenreiche Besiedlung im Seegraswatt als stabil bezeichnet werden. Die Besiedlungen mittlerer Artenzahl im Muddwatt und im Arenicola-Sandwatt sind vergleichsweise instabil. Im Arenicola-Sandwatt ist die Population von Arenicola selber jedoch beständig.

D. Feinddruck auf die Siedlungsgemeinschaften

I. Räuberische Arten im Möwenbergwatt

Arten der Makrofauna werden als Räuber bezeichnet, wenn sie sich von anderen Mitgliedern der Makrofauna ernähren. Der folgende Abschnitt enthält eine Übersicht zu den im Gebiet vorkommenden Räubern. Der geringe Kenntnisstand über diese Gruppe der Wattfauna machte es notwendig, bei vielen Arten in Nahrungswahlversuchen zu prüfen, ob räuberische Lebensweise vorliegt. Für die wichtigsten Räuber im Möwenbergwatt habe ich Beutespektren erstellt.

1. Räuber der Epifauna und des Nektons

Zu dieser Gruppe gehören fast nur Arten, die zur temporären Wattfauna zählen. Entweder handelt es sich dabei um Angehörige der terrestrischen Fauna, so die meisten Küstenvögel, oder um Arten, die zeitweise das Eulitoral verlassen, um tiefere Zonen aufzusuchen. Hierzu gehören die Strandkrabben, Garnelen und Fische.

a. Küstenvögel

Der Königshafen ist nicht besonders reich an Vögeln. Im Sommer verursachen Kurgäste viele Störungen, im Winter sind es die Übungen der Luftwaffe.

Tauchenten, die sich während der Überflutungszeit über den Wattflächen aufhalten, erscheinen im Winter in größerer Artenzahl. Das ganze Jahr über ist nur die Eiderente (Somateria mollissima) vorhanden. In Sandwattgebieten nahe der NWL sind oft tiefe Wühltrichter zu beobachten. Diese werden noch während

der Überflutung von Eiderenten gegraben. Da an größeren Arten der Makrofauna an diesen Stellen nur Arenicola marina vorkommt, gilt diese Wühltätigkeit wohl dem Wattwurm. Am häufigsten sind die Eiderenten aber über Miesmuschelbänken zu beobachten. Dies stimmt überein mit Darminhaltsuntersuchungen von BAGGE et.al. (1973), nach denen Mytilus edulis 95% der Nahrungsobjekte ausmacht.

In den Herbst- und Wintermonaten suchen auch einige Schwimmenten den Königshafen auf, hauptsächlich Anas platyrhynchos, A.crecca und A.penelope. Die beiden ersteren halten sich überwiegend in den Miesmuschelbänken auf, letztere dagegen in den Seegraswiesen. Die Wühltätigkeit der Ringelgänse (Branta bernicla) im Seegraswatt wurde schon erwähnt (S.18). Auch Brandgänse (Tadorna tadorna) suchen das Seegraswatt auf, aber nur in geringer Zahl. Tadorna ist bekannt als Hydrobienfresser (OLNEY 1965, JENKINS et.al. 1975).

Unter den Möwen erscheinen zur Nahrungsaufnahme nur Larus argentatus und L.ridibundus häufiger im Königshafen. Die Zusammensetzung der Nahrung beider Arten wurde für das Königshafengebiet von HARTWIG (1971) und HARTWIG & SÖHL (1975) untersucht. Der Anteil tierischer Nahrung, hauptsächlich Carcinus maenas, ist bei L.ridibundus gering. Bei L.argentatus stammen etwa 72% aller Nahrungsobjekte aus dem Watt, insbesondere sind es Mollusken und Crustaceen.

Unter den Limikolen ist nur der Austernfischer (Haematopus ostralegus) ganzjährig im Gebiet. Rotschenkel (Tringa totanus), Sandregenpfeifer (Charadrius hiaticula), Pfuhlschnepfe (Limosa lapponica) und Alpenstrandläufer (Calidris alpina) halten sich nur zeitweise im Königshafen auf. Die beiden letzteren in größeren Schwärmen.

Der Einfluß, den Austernfischer auf Herzmuschelpopulationen haben können, wurde von DRINNAN (1957), DAVIDSON (1967), BROWN & O'CONNER (1974), FARROW (1974) u.a. untersucht. Die Mortalität der Herzmuscheln von 1-2 cm Schalenlänge ist überwiegend auf Austernfischer zurückzuführen. NORTON-GRIFFITHS (1967) beschreibt die Nahrungsaufnahme des Austernfischers in Miesmuschelbänken.

GOSS-CUSTARD (1970) fand, daß Rotschenkel überwiegend Corophien fressen. Übereinstimmend geben EHLERT (1964) und BENGSTON & SVENSSON (1968) Nereis diversicolor als wichtigste Winternahrung des Alpenstrandläufers an.

Im Sommer 1975 erschienen auch Stare (Sturnus vulgaris) regelmäßig in den Miesmuschelbänken und in der Corophium-Zone, wo sie Nereis diversicolor erbeuteten.

Diese kurze Übersicht zeigt, daß die Küstenvögel eine wichtige Gruppe der räuberischen Arten der Wattfauna darstellen.

b. Fische und räuberische Crustaceen

WOHLENBERG (1935) nennt noch 17 Fischarten für die Seegraswiesen des Königshafens. Seit dem Absterben der Bestände von Zostera marina (1932-35) sind viele dieser Arten verschwunden. Unter den größeren Bodenfischen kommt heute nur Platichthys flesus noch eine Bedeutung zu. Deren Bestand soll aber auch in den letzten Jahren sehr zurückgegangen sein (nach Auskunft von Herrn HARDER, List). Junge Plattfische fand ich nur im Frühjahr 1974 in größerer Anzahl.

Die Bedeutung der Plattfische im Nahrungsnetz des Gezeitenbereichs wurde vor allem von JONES (1952), MACER (1966),

EDWARDS et.al. (1968,70), CREUTZBERG (1971), KUIPERS (1973) und THIJSSEN et.al. (1974) untersucht. Insbesondere die O-Gruppen der einzelnen Arten sind auf die Wattflächen zur Nahrungsaufnahme angewiesen.

In dichten Schwärmen kommt die Strandgrundel (Pomatoschistus microps) im Königshafen vor. Während der Überflutung sind sie in allen Wattgebieten des Königshafens äußerst zahlreich, zur Ebbe ziehen sie sich in die Priele zurück. Den Winter verbringen sie im Sublitoral und erscheinen Mitte Mai wieder über den Wattflächen.

HESTHAGEN (1971) und VAAS et.al. (1975) untersuchten das Nahrungsspektrum einzelner Arten der Gobiidae. Über die Nahrung von P.microps ist nur wenig bekannt.

Die Strandgrundel kommt oft mit der Sandgarnele (Crangon crangon) zusammen vor. Beide gleichen einander in der Bewegungsweise und Färbung sehr, so daß sie draußen im Watt kaum auseinanderzuhalten sind. Auch die Garnele tritt im Königshafen nur von Mai bis Oktober in größeren Schwärmen auf.

Das Nahrungsspektrum der Garnele wurde besonders eingehend von PLAGMANN (1939) bearbeitet. Weitere Informationen zur Nahrungsaufnahme geben MUUS (1967), GERLACH & SCHRAGE (1969) und DAHM (1974).

Nicht so sehr an die Überflutungsperiode gebunden wie die vorigen Arten ist die Strandkrabbe (Carcinus maenas). Die älteren Krabben bevölkern den Königshafen von April bis Oktober.Die O-Gruppe erschien am 13.7.1974 und am 2.7.1975 mit einem Brutfall in ungeheuren Mengen auf allen Wattflächen. Diese Jugend-

stadien sind ab Oktober nur noch selten aktiv an der Oberfläche. Sie verbringen eine Winterruhe, eingegraben im Sediment.

Trotz der umfangreichen Literatur über Carcinus maenas ist wenig über die Nahrungswahl zu erfahren. Nur KITCHING & EBLING (1967) beschreiben Carcinus maenas als bedeutenden Miesmuschelräuber in Lough Ine.

Im unteren Gezeitenbereich kommt als weitere Decapoden-Art noch der Einsiedlerkrebs (Eupagurus bernhardus) vor. Über dessen Nahrungspräferenzen ist nichts bekannt.

Unter den Fischen und Crustaceen, die während der Überflutung auf den Wattflächen zur Nahrungsaufnahme erscheinen, sind die drei Arten Pomatoschistus microps, Crangon crangon und Carcinus maenas mit Abstand am häufigsten. Um deren räuberische Lebensweise zu belegen, habe ich die drei Arten in Aquarien auf ihre Nahrungswahl hin getestet (siehe S.13). Nach drei Tagen wurde Art und Anzahl der verbliebenen Endofauna ermittelt und das Ergebnis mit der Endofauna in einem Kontrollaquarium (ohne Räuberzusatz) verglichen. Die Versuchsdauer begrenzte ich auf drei Tage, um den Einfluß einer erhöhten Mortalität der Endofauna, bedingt durch die Aquarienhaltung, niedrigzuhalten. Das Sediment mit der Endofauna holte ich aus dem Königshafen erst kurz vor Versuchsbeginn.

Von fünf Arten, die ich mit Muddwatt als Sediment auf ihre Ernährungsweise hin geprüft habe, erwiesen sich nur Pomatoschistus, Carcinus und Crangon als Räuber, indem sie den Bestand der übrigen Makrofauna signifikant reduzierten (Tabelle 5). Während junge Strandkrabben und Garnelen über 80% der Endofauna erbeuteten, reduzierte die Strandgrundel den Bestand um die Hälfte.

Tabelle 5 : Untersuchung auf räuberische Lebensweise an 5 Arten. Angeboten wurde die Muddwattfauna (Aquarienversuch)

Individuen pro 200 cm^2 Versuchsdauer 3 Tage

\- = Kontrollaquarium Ga. = Gammarus Pr. = Praunus
Po. = Pomatoschistus Cr. = Crangon Ca. = Carcinus

Muddwattbesiedlung	Testarten					
	-	Ga. (26)	Pr. (26)	Po. (13)	Cr. (13)	Ca. (26)
Schneckenjunggut	8	3	18	7	1	-
Muscheljunggut (<4 mm lg.)	11	11	9	5	1	-
Polychaeten						
Spionidae (4 Sp.)	215	160	183	70	26	27
Scoloplos (0-Gruppe)	8	9	8	-	-	-
Tharyx	51	69	83	33	3	2
übrige Arten	41	60	45	26	6	23
Artendichte	17	15	13	11	8	9
Individuendichte	393	414	374	168	56	60
%-Abweichung von der Kontrolle	-	+5	-5	-57	-85	-86

Beobachtungen zeigten, daß die Fische auch erst in der zweiten Nacht mit der Nahrungsaufnahme begannen. Das Verhalten der Strandkrabben und Garnelen wurde dagegen durch die Aquarienhaltung wenig beeinflußt.

Die Siedlungsdichte einiger Beutetiere schwankt in dem verwendeten Muddwattsediment sehr. Ergibt der Signifikanztest für einzelne Arten keine gesicherte Abnahme, kann dieses also zwei Gründe haben. Entweder gehört die Art nicht zum Beutespektrum des eingesetzten Räubers, oder die Verteilung im Sediment schwankt so sehr, daß keine Aussage möglich ist.

Signifikant reduziert (p=0,05) wurden Macoma baltica (< 3 mm lang), Pygospio elegans, Spio filicornis, Scoloplos armiger (< 15 mm lang) und Tharyx marioni.

Tabelle 6 : Pomatoschistus microps, Crangon crangon und Carcinus maenas (ca.5 mm br.) als Räuber im Seegraswatt (Aquarienversuch)

Individuen pro 100 cm^2 Versuchsdauer 3 Tage

Seegraswattbesiedlung	Kontrolle	Pomatosch.	Crangon	Carcinus (juv.)
	-	(7)	(7)	(13)
Gastropoda				
Hydrobia ulvae	475	477	477	475
übrige Arten	20	16	13	13
Bivalvia				
Macoma baltica	18	13	5	7
Cardium edule	5	2	1	1
Polychaeta				
Pygospio elegans	125	70	52	30
Capitella capitata	65	34	7	13
Scoloplos armiger	43	34	9	2
übrige Arten	48	46	10	30
Oligochaeta				
Peloscolex benedeni	33	60	14	52
Nemertinen (2 Sp.)	1	5	1	-
Artendichte	17	17	14	13
Individuendichte (ohne Hydrobia)	358	280	112	148
%-Abweichung von der Kontrolle (ohne Hydrobia)	-	-22	-69	-59

Die gleichen Versuche führte ich auch mit Seegraswatt durch. Tabelle 6 zeigt den Einfluß, den Pomatoschistus, Crangon und juvenile Carcinus in erhöhter Anzahl auf diese Besiedlung haben können. Die Grundel reduzierte signifikant nur Pygospio elegans. Garnelen und junge Strandkrabben konnten auch die Bestände kleiner Muscheln, sowie Capitella und Scoloplos (<15 mm lang) signifikant verringern. Die Endofauna insgesamt nahm hier ebenfalls signifikant ab. Dennoch war der Einfluß der drei Räuber auf die Endofauna im Seegraswatt geringer als im Muddwatt.

Nahrungsspektrum von Pomatoschistus microps

Die Strandgrundel beobachtet die Bodenoberfläche, stößt dann mit der Schnauze 1-3 mm tief ins Sediment und spuckt nach kurzer Zeit den neben der Beute erfaßten Detritus der Schlickoberfläche wieder aus. Im Muddwatt verbleiben so an der Oberfläche zahlreiche kleine halbmondförmige Vertiefungen, die an ruhigen Tagen im Freiland beobachtet werden können. Im Muddwatt und im Seegraswatt beträgt der Anteil von Pygospio an der Beute 56-70%. Neben anderen kleinen Polychaeten und Muscheljunggut spielt vermutlich auch die Meiofauna eine bedeutende Rolle in der Ernährung.

Nahrungsspektrum von Crangon crangon

Wie Pomatoschistus stellt auch Crangon der Beute gezielt nach. Den Tabellen 5 und 6 ist zu entnehmen, daß die Garnele nahezu die gesamte Makrofauna in das Beutespektrum einbezieht. Nur Littorinen und Hydrobien bleiben im Seegraswatt verschont.

In ein weiteres Aquarium mit Seegraswatt habe ich 11 Garnelen pro 100 cm^2 eingesetzt. Der Versuch mit 7 Garnelen pro 100 cm^2 ließ vermuten, daß eine Erhöhung der Räuberzahl auf 11/100 cm^2 gerade ausreichen müßte, um die Besiedlung im Seegraswatt

Tabelle 7 : Dezimierung der Fauna im Seegraswatt durch Crangon crangon (Aquarienversuch)

Individuen pro 100 cm^2 Versuchsdauer 3 Tage

Seegraswattfauna	Kontrolle	Crangon (7)	Crangon (11)
Gastropoda			
Hydrobia	475	477	390
Littorina (2 Sp.)	18	13	13
Retusa	2	-	-
Bivalvia			
Macoma	18	5	2
Cardium	5	1	1
Polychaeta			
Pygospio	125	52	6
Polydora	14	5	7
Malacoceros	23	2	-
Capitella	65	7	2
Fabricia	6	-	-
Scoloplos	43	9	-
übrige Arten	11	3	-
Peloscolex	33	14	15
Nemertini	1	1	-
Carcinus juv.	-	-	1
Artendichte	17	14	10
Individuendichte (ohne Hydrobia)	358	112	45
%-Dezimierung der Individuendichte	-	69	87

(ohne Hydrobia) völlig zu vernichten. Dieser weitere Versuch sollte klären, welche Faunenelemente Crangon auch unter akutem Nahrungsmangel nicht erbeutet. Hydrobien und Littorinen wurden auch unter diesen Bedingungen nicht ins Nahrungsspektrum einbezogen (Tabelle 7).

Der Anteil überlebender Individuen von Peloscolex benedeni ist höher geblieben als erwartet. Vermutlich siedeln diese Individuen so tief, daß die Garnelen sie nicht mehr erreichen können.

Einen Versuch zum Nahrungsspektrum der Garnele habe ich auch im Freiland durchgeführt. Im Juli wurden im Muddwatt zwischen den Miesmuschelbänken zwei Gazekäfige errichtet, jeweils mit 50 x 50 cm Grundfläche. In dem einen Käfig befanden sich 100 Garnelen, der andere war frei von Garnelen. Der Versuch lief über 15 Tage. Würde die Garnele wirklich im strengen Sinne omnivor sein, so hätten alle Faunenelemente prozentual gleich gefressen werden müssen. Das ist jedoch nicht der Fall (Tabelle 8). Ein Brutfall junger Hydrobien wurde nahezu vollständig vernichtet.

Tabelle 8 : Dezimierung der Muddwattfauna durch Crangon crangon

Angaben in Individuen pro 200 cm^2

Die Garnelen wurden über 15 Tage (18.7.-2.8.1975) in einen Gazekäfig mit 1 mm weiten Maschen und einer Grundfläche von 2500 cm^2 eingesperrt.

Muddwattbesiedlung	Kontroll-käfig	Käfig mit Crangon 8/200cm^2	% Verlust
Hydrobia juv.	248	21	91.5
Spionidae (4 Sp.)	387	69	82.4
Tharyx	64	33	48.4
Peloscolex	282	155	45.0
Capitella	21	14	33.3
Heteromastus	64	43	32.8
Muscheljunggut (4Sp.)	16	15	
Artendichte	18	14	
Individuendichte	1096	355	67.6

Die nahe der Oberfläche siedelnden Spioniden wurden ebenfalls stark betroffen. Capitella und Heteromastus, die beide der Oberfläche fernbleiben, wurden nur zu einem Drittel erbeutet. Im Widerspruch zu den vorherigen Versuchen steht, daß das Muscheljunggut nicht gefressen wurde. Dies lag sicher an dem hohen Angebot junger Hydrobien.

Bei der Auswertung dieses Versuchs habe ich die Anneliden nach Längenklassen aufgeschlüsselt (Tabelle 9). Im Muddwatt steht die Körperlänge der Würmer im Verhältnis zur Siedlungstiefe oder der maximalen Rückzugstiefe in die Wohnröhre.

Tabelle 9 : Dezimierung verschiedener Längenklassen bei Anneliden der Muddwattfauna durch Crangon crangon

(nähere Angaben siehe unter Tabelle 8)

Muddwattbesiedlung		Kontroll-käfig %	Käfig mit Crangon %	Differenz
Pygospio	< 5 mm lang	83,3	92,2	+ 8.9
	<10 mm lang	16.1	7.8	- 8.3
	<15 mm lang	0.5	-	
Peloscolex	< 5 mm lang	51.1	12.3	- 38.8
	<10 mm lang	11.7	14.2	+ 2.5
	<15 mm lang	37.2	73.5	+ 36.3
Tharyx	< 5 mm lang	68.8	51.5	- 17.3
	<10 mm lang	21.9	42.4	+ 20.5
	<15 mm lang	9.3	6.1	
Annelida	< 5 mm lang	63.5	40.5	- 23.0
	<10 mm lang	21.2	18.7	- 2.5
	<15 mm lang	14.4	38.0	+ 23.6
	<15 mm lang	0.9	2.8	+ 1.9

Je länger der Wurm, desto tiefer kann er im Muddwatt graben, ohne ein Sauerstoffdefizit einzugehen. Pygospio elegans, der sehr stark von den Garnelen dezimiert wurde, hat dennoch in der kleinsten Größenklasse den geringsten Verlust erlitten. Bei Tharyx marioni und Peloscolex benedeni verhält es sich umgekehrt. Bei diesen beiden Arten konnten die größeren und damit tiefer siedelnden Individuen schlechter erbeutet werden. Für die Anneliden insgesamt zeigte sich die Tendenz noch deutlicher, daß die tiefer wohnenden Arten vor den Garnelen relativ geschützt waren.

Die Garnele hat zwar potentiell ein sehr weites Nahrungsspektrum, aber Formen, die tiefer als ca.1 cm siedeln, werden unter natürlichen Bedingungen kaum noch erreicht. Ein günstiges Nahrungsangebot, wie das Hydrobien-Junggut, führt zu einem Wechsel in der Nahrungspräferenz.

Nahrungsspektrum von Carcinus maenas

In das Nahrungsspektrum der bisher besprochenen Arten war relativ leicht ein Einblick zu gewinnen, da die Körpergrößen dieser Räuber verhältnismäßig gering differieren. Garnelen im Königshafen sind selten länger als 40 mm. Die Strandkrabbe tritt dagegen in so unterschiedlichen Größen auf, daß diese bei der Behandlung des Nahrungsspektrums berücksichtigt werden müssen.

Bei den schon geschilderten Versuchen (siehe Tabellen 5 und 6) handelt es sich bei Carcinus um Jugendstadien mit einer Carapaxbreite um 5 mm. Diese kleinen Krabben durchsuchen systematisch die obersten Millimeter des Sediments. Dabei gehen sie seitwärts, aber geradlinig vor und hinterlassen im weichen Sediment eine Furche. Da die kleinen Krabben es möglichst vermeiden,

die eigene Furche oder die der anderen zu kreuzen, entsteht an der Muddwattoberfläche an ruhigen Stellen ein Furchensystem, das an ein Labyrinth erinnert.

In Aquarien mit Seegraswatt habe ich die Beutespektren von vier Größenklassen der Strandkrabbe untersucht (Tabelle 10).

Tabelle 10 : Vier Größenklassen der Strandkrabbe Carcinus maenas als Räuber im Seegraswatt (Aquarienversuch)

Individuen pro 100 cm^2 Versuchsdauer 3 Tage

	Kontrolle	Carapaxbreiten (mm) 5	15	20	35
Carcinus/100 cm^2	-	22	4	1	1/2
Seegraswattbesiedlung					
Gastropoden					
Hydrobia	475	393	156	43	196
Littorina (2 Sp.)	18	12	20	3	4
Retusa	2	-	-	-	-
Bivalvia					
Macoma	18	1	-	-	4
Cardium	5	1	-	1	4
Polychaeten					
Spionidae (3 Sp.)	162	9	9	11	50
Capitella	65	6	1	2	10
Scoloplos	43	-	-	--	3
übrige Arten	11	1	-	-	5
Peloscolex	33	30	23	13	42
Nemertinen (2 Sp.)	1	-	-	-	2
Artendichte	17	11	8	8	15
Individuendichte	833	450	209	73	317
%-Verlust an Individuen	-	46	75	91	62

Hydrobien wurden schon von Krabben mit 15 mm Carapaxbreite als Beute angenommen, die etwas hartschaligeren Littorinen wurden nur von noch größeren Individuen erbeutet. Kleinere Polychaeten, die die Hauptnahrung der kleinsten Strandkrabben darstellen, verlieren für die größeren (um 35 mm breit) an Bedeutung. Daher bleibt auch die Artendichte in dem Aquarium mit großen Strandkrabben relativ hoch.

Drei großen männlichen Strandkrabben (Carapaxbreite 50 mm) sind im Nahrungswahlversuch Herzmuscheln in sechs Größenklassen von 3 bis 30 mm Länge offeriert worden (Abb.22a). Nach 3 Tagen waren von den Herzmuscheln mit 1-2 cm Schalenlänge nur noch wenige vorhanden. Mehr als 2 cm lange Muscheln wurden dagegen kaum als Beute angenommen.

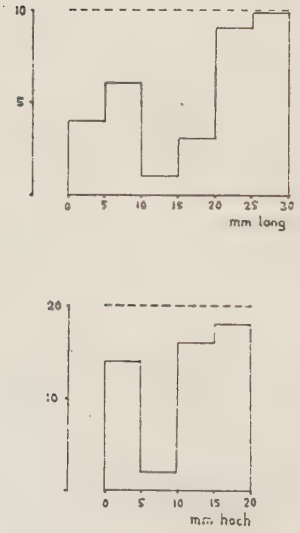


Abb.22.

Nahrungswahlversuch mit verschiedenen Größenklassen von Cardium und Littorina für drei Strandkrabben (Carcinus maenas, Carapaxbreiten um 50 mm)

a. Sechs Längenklassen von Cardium edule mit je 10 Individuen, Versuchsdauer 3 Tage

b. Vier Höhenklassen von Littorina littorea mit je 20 Individuen, Versuchsdauer 6 Tage

---- Anzahl bei Versuchsbeginn

——— Anzahl nach 3 bzw.6 Tagen

Dieses Ergebnis ist bedeutungsvoll, da einerseits größere als die am Versuch beteiligten Strandkrabben im Königshafen nicht vorkommen, andererseits weil Herzmuscheln der 0-Gruppe 1975 im Sandwatt und im Muddwatt bis zum Herbst schon eine mittlere Länge von 18 mm erreichten. Dies bedeutet, daß Cardium edule innerhalb ihres ersten Jahres schon aus dem Beutespektrum von Carcinus maenas herauswachsen kann.

Einen entsprechenden Versuch habe ich mit vier Größenklassen der Strandschnecke Littorina littorea durchgeführt (Abb.22b). Hier bevorzugten dieselben drei Strandkrabben Schnecken von 5-10 mm Höhe. Für L.littorea bedeutet dies, daß sie erst in ihrem zweiten Jahr aus dem Beutespektrum der Strandkrabbe herauswachsen kann.

Nicht nur die Größe der Beuteobjekte spielt eine Rolle sondern auch ihre Erreichbarkeit. Weiblichen Strandkrabben (Carapaxbreiten 30-40 mm) habe ich im Nahrungswahlversuch die drei Muschelarten Mytilus edulis, Cardium edule und Macoma baltica angeboten (Tabelle 11).

Die auf der Sedimentoberfläche liegenden Miesmuscheln wurden zuerst gefressen. Anschließend folgten die dicht unter der Oberfläche lebenden Herzmuscheln. Diese aber nur, sofern sie nicht länger waren als 10 mm, denn Weibchen der Strandkrabben haben nur schwache Scheren.Plattmuscheln haben keine sehr feste Schale, siedeln aber tief im Sediment und sind daher für die Strandkrabben schwer aufzufinden. Im Versuch wurden sie erst erbeutet, als alle Miesmuscheln und kleineren Herzmuscheln aufgefressen waren.

Im Königshafen konnte ich im seichten Wasser allerdings wiederholt beobachten, wie Strandkrabben, mit allen Beinen im Sediment stochernd, nach Macoma baltica suchten und nicht

Tabelle 11 : Nahrungswahlversuch mit drei Muschelarten für die Strandkrabbe Carcinus maenas (30-40 mm breit)

Versuchsdauer (Tage):		0	1	3	10	
Art	Länge (mm)	Anzahl				Verlust %
Mytilus edulis	5-10	20	-	-	-	100
	10-15	20	2	-	-	100
	15-20	10	3	-	-	100
Cardium edule	5-10	20	5	-	-	100
	10-15	5	5	5	5	-
	15-20	10	10	10	10	-
Macoma baltica	5-10	20	20	20	10	50
	10-15	40	40	39	31	23

selten kleinere Muscheln erbeuteten.

Während Mytilus und Cardium aus dem Beutespektrum herauswachsen können, siedeln mehrjährige Individuen von Macoma baltica in 3-5 cm Tiefe, wo sie für Carcinus unerreichbar sind.

Werden alle im Königshafen vorkommenden Größenklassen der Strandkrabbe berücksichtigt, so umfaßt ihr Beutespektrum fast alle permanenten Wattbewohner; ausgenommen nur die wenigen Formen, die tiefer als 3 cm im Sediment siedeln oder deren Schale im Laufe des Alters so stark geworden ist, daß auch die größten Strandkrabben an ihnen scheitern. Den bedeutendsten Einfluß auf die Wattfauna werden aber zweifellos die jüngsten Bodenstadien haben, die ab Juli in Massen das Watt besiedeln. Im Muddwatt kommen bis zu 19 Individuen auf 100 cm^2 vor !

c. Sonstige Räuber der Epifauna

Vier Arten der Anthozoen siedeln im Königshafen. Kleinere Individuen von Metridium senile sind in den tiefer gelegenen Miesmuschelbänken sehr zahlreich. Selten ist Sagartiogeton undatus. Im Sandwatt kommt Sagartia troglodytes vor. Sie lebt eingegraben im Sediment und geöffnete Tentakelkronen sind meist nur nachts zu beobachten. Auf die Blätter von Zostera nana heftet sich Sagartiogeton viduata.

Unter den Polychaeten zählen Arten aus der Familie der Polynoidae zu den Räubern der Epifauna. Zwar habe ich sechs Arten dieser Familie für den Königshafen nachweisen können, doch sind sie nicht häufig und die räuberische Lebensweise gilt nicht bei allen als gesichert. Harmothoe imbricata ist stellenweise in den Miesmuschelbänken und in den Miesmuschelklumpen nahe der NWL noch relativ zahlreich.

Harmothoe sarsi konnte ich nachts auf der Wattoberfläche beobachten. Das gleiche Verhalten hat auch LINKE (1939) im Jadebusen beobachtet. Vermutlich halten sie sich während der Tagesebben im Sublitoral auf. Kleine Individuen dieser Art sind

gelegentlich in Lanice-Röhren zu finden (komensalisch ?).

In den Miesmuschelbänken nahe der NWL ist die Nacktschnecke Aeolidia papillosa anzutreffen. Auch sie kriecht besonders nachts frei umher. EDMUNDS (1974) nennt eine Reihe von Actinien (besonders die ohne Acontien) als bevorzugte Beute. Im Königshafen konnte ich junge Aeolidia oft auf Gehäusen des Einsiedlers Eupagurus bernhardus beobachten, wo sie Hydractinia echinata abweideten.

Der beschalte Opistobranchier Retusa obtusa soll Hydrobien erbeuten können (JAECKEL 1951, u.a.). Im Königshafen kommt diese Art nur spärlich vor und eine Korrelation zur Siedlungsdichte der Hydrobien ist nicht festzustellen.

Räuberische Prosobranchier sind im Königshafen nur durch Buccinum undatum nahe der NWL vertreten. NIELSEN (1975) beschreibt, wie B.undatum Herzmuscheln überwältigt und nennt auch größere Polychaeten als Nahrungsobjekte.

Von den Seesternen erscheint nur Asterias rubens im Königshafen. Asterias ist als Muschelräuber bekannt. Ausgewachsene Individuen kommen aber nur unterhalb der NWL vor. Jugendstadien sind ab Anfang Juni zahlreich auf Fucus in den Miesmuschelbänken zu beobachten. Bis zum September erreichen sie einen Durchmesser um 10 mm. Ob sie danach in tieferes Wasser abwandern oder nicht weiter in der Gezeitenzone überleben, vermag ich nicht zu sagen. Ein Aussetzungsversuch mit großen Seesternen aus dem Sublitoral wurde in den Miesmuschelbänken des Königshafens im Juni 1974 schon während der nächsten Ebbe von Silbermöwen beendet.

2. Räuber der Endofauna

Zu dieser Gruppe gehören im Königshafen einige Polychaetenarten und die Nemertinen.

a. Nephtys hombergi

Nephtys hombergi gilt in der Literatur als Paradebeispiel für räuberische Formen der Wattfauna. CLARK (1962) belegt dies mit Darmuntersuchungen. In einer produktionsbiologischen Untersuchung zur Makrofauna einer Wattfläche ermitteln WARWICK & PRICE (1975) N.hombergi als Hauptproduzenten. Dies kann bei einer räuberischen Art aber nur dann eintreten, wenn sie noch andere Nahrungsquellen als die übrige Makrofauna nutzt. WARWICK vermutet, daß die Meiofauna noch zum Beutespektrum zählt.

Ich habe Nephtys hombergi zwei Nahrungswahlversuchen im Aquarium ausgesetzt. Als potentielle Beute wurde die Muddwattfauna und die Besiedlung im Arenicola-Watt in natürlicher Sedimentschichtung angeboten (12-13 cm Mächtigkeit). Nach zwei Tagen habe ich die Besiedlung unter dem Nephtys-Einfluß mit der in den Kontrollaquarien verglichen (Tabellen 12 und 13).

Entsprechend dem natürlichen Vorkommen in beiden Wattgebieten wurden in dem Versuch mit Arenicola-Watt Individuen von Nephtys mit 80-100 mm Länge, im Muddwattversuch mit 50-80 mm Länge eingesetzt. Im Muddwatt trat eine Dezimierung von Capitella und Heteromastus ein. Im Sandwatt wurde die Besiedlung von Capitella und Scoloplos signifikant durch Nephtys herabgesetzt.

Tabelle 12 : Nephtys hombergi als Räuber im Muddwatt (Aquarienversuch)

Individuen pro 500 cm^2 Versuchsdauer 3 Tage

Muddwattbesiedlung	Kontrolle	Nephtys (10)
Hydrobia	3	-
Macoma	3	7
Spionidae (2 Sp.)	163	157
Tharyx	23	23
Capitella < 10 mm lang	23	13
~20 mm lang	3	-
Heteromastus < 10 mm lang	27	23
> 10 mm lang	21	10
Nephtys < 10 mm lang	3	10
Ampharete	-	1
Peloscolex	57	50
Artendichte	9	9
Individuendichte	326	294

Zwar belegen diese beiden Versuche die räuberische Ernährungsweise, doch bleibt das Resultat hinter den Erwartungen zurück. Entweder ist N.hombergi kein obligatorischer Räuber, oder die Versuchsbedingungen störten sein normales Verhalten zu sehr.

Tabelle 13 : Nephtys hombergi als Räuber im Arenicola-Sandwatt (Aquarienversuch)

Individuen pro 150 cm^2 Versuchsdauer 3 Tage

Sandwatt-Besiedlung	Kontrolle	Nephtys (3)
Hydrobia	2	4
Macoma	8	-
Cardium	1	3
Spionidae (3 Sp.)	113	91
Capitella	71	26
Scoloplos < 15 mm lang	17	12
> 15 mm lang	10	2
übrige Polychaeten	9	9
Peloscolex	30	18
Nemertinen (2 Sp.)	2	-
Corophium	5	3
Artendichte	16	14
Individuendichte	257	178

Im Freiland setzte ich in einen rundum geschlossenen Käfig aus Gaze (Maschenweite 1 mm) 12 große Individuen von Nephtys hombergi ein. Nach einer Versuchsdauer von 16 Tagen wurde die übrige im Käfig eingeschlossene Besiedlung mit der in einem Kontrollkäfig verglichen (Tabelle 14).

Tabelle 14 : Nephtys hombergi als Räuber im Arenicola-Sandwatt (Freilandversuch)

Gazekäfige im Arenicola-Sandwatt vom 7.5.-23.5.1975 (16 Tage)

Angaben in Individuen pro 400 cm^2

Sandwatt-Besiedlung	Kontrolle	Nephtys (12)
Hydrobia	2	1
Muschel-Junggut (4 Sp.)	11	17
Spionidae (2 Sp.)	75	81
Tharyx	8	7
Arenicola	2	2
Nereis (juv.)	8	2
Anaitides	9	1
Eteone	3	-
Microphthalmus	5	2
Capitella	28	9
Scoloplos < 0,5 mm breit	91	49
< 1,0 mm breit	14	5
≥ 1,0 mm breit	43	1
Peloscolex	34	31
Nemertinen	3	-
Amphipoden (3 Sp.)	8	7
Artendichte	18	17
Individuendichte	343	215

Diesmal hat N.hombergi die übrige Wattfauna erheblich dezimiert. Betroffen waren überwiegend nur große Formen, z.B. Scoloplos armiger ≥ 1 mm breit. Spioniden, Tharyx und Peloscolex gehörten offensichtlich nicht zum Nahrungsspektrum. Dieses Versuchsergebnis muß aber noch eingeschränkt werden. Die Maschenweite der Gaze

betrug 1 mm, d.h. Nephtys konnte den Käfig nicht verlassen, die kleineren Beutetiere dagegen schon. Möglich ist also auch, daß die künstlich erhöhte Siedlungsdichte von N.hombergi potentielle Beutetiere zum Verlassen des Käfigs veranlaßte. Für die Abschätzung des Beutespektrums dürfte dieser Aspekt jedoch belanglos sein.

Im Gegensatz zu den besprochenen Räubern der Epifauna scheint N.hombergi nicht omnivor zu sein, sondern spezialisiert auf bestimmte Polychaeten-Arten. Ob die Art im Muddwatt ebenfalls als Räuber auftritt, kann nicht als gesichert gelten.

b. Anaitides mucosa

Anaitides mucosa konnte ich mit zerdrückten Muscheln oder durch Ausschütten des Gesiebes an die Sedimentoberfläche locken. Die Würmer werden offensichtlich durch chemische Reize zum Ziel geleitet. Nachts fand ich an einer toten Strandkrabbe einmal 38 Individuen von Anaitides. Diese Phyllodocide kann also mit Sicherheit als Aasfresser ('scavanger') gelten. RASMUSSEN (1973) bezeichnet A.mucosa als bedeutenden Räuber im Isefjord.

Im Arenicola-Watt und im Seegraswatt habe ich die Nahrungswahl in der gleichen Weise, wie oben für Nephtys beschrieben, untersucht. Um ein Entkommen der eingeschlossenen Individuen zu verhindern, wurde diesmal ein rundum geschlossener Käfig mit Gaze von nur 0,25 mm Maschenweite genommen. Dennoch fand ich am Ende der Versuchszeit nie alle eingesetzten Anaitides im Gazekäfig wieder. Entweder sind sie durch die seitlichen Nähte aus den Gazekäfigen entwichen, oder sie wurden von den Artgenossen gefressen.

Im Arenicola-Watt habe ich 25 Individuen in einen von zwei Gazekäfigen eingesetzt. Die Versuchsdauer betrug 18 Tage. Eine Dezimierung um jeweils die Hälfte war bei Pygospio elegans, Tharyx marioni und juvenilen Individuen von Scoloplos armiger zu beobachten (Tabelle 15).

Tabelle 15 : Anaitides mucosa als Räuber im Arenicola-Sandwatt (Gazekäfige vom 8.5.-26.5.1975 (18 Tage) im Arenicola-Sandwatt

Individuen pro 400 cm^2

Sandwatt-Besiedlung	Kontrolle	Anaitides (25)
Hydrobia	4	-
Littorina	2	2
Macoma	12	5
Spionidae (3 Sp.)	101	57
Tharyx	10	4
Nereis (juv.)	6	1
Scoloplos < 0,5 mm breit	59	28
< 1,0 mm breit	15	18
≥ 1,0 mm breit	8	8
Nephtys	2	-
Capitella	13	35
übrige Polychaeten	8	10
Peloscolex	68	40
Nemertinen	-	1
Carcinus (juv.)	2	-
Crangon (juv.)	-	1
Amphipoden (2 Sp.)	1	12
Artendichte	16	18
Individuendichte	311	222

Ungünstig für den Versuchsverlauf war, daß sich zufällig in dem Sediment des Kontrollkäfigs jeweils zwei Individuen von Nephtys hombergi und juvenilen Carcinus maenas befanden. Diese beiden räuberischen Arten dürften auch die Besiedlung im Kontrollkäfig dezimiert haben, aber damit nur das Ergebnis unterstreichen.

Im Seegraswatt habe ich drei geschlossene Gazekäfige eingesetzt: einen mit 25, den anderen mit 50 Anaitides mucosa und einen Kontrollkäfig (Tabelle 16).

Tabelle 16 : Anaitides mucosa als Räuber im Seegraswatt
Gazekäfige im Seegraswatt
vom 6.5.-2.6.1975 (26 Tage)
Individuen pro 400 cm^2

Seegraswatt-Besiedlung	Kontrolle	Anaitides (25)	Anaitides (50)
Hydrobia	972	1464	981
Littorina (2 Sp.)	179	151	48
Opisthobranchia (2 Sp.)	-	1	2
Bivalvia (8 Sp.)	25	43	41
Spionidae (3 Sp.)	666	445	523
Fabricia	1240	452	369
Capitella	208	80	118
Scoloplos < 0,5 mm breit	156	88	40
> 1,0 mm breit	2	3	5
≥ 1,0 mm breit	7	5	14
Arenicola < 10 mm lang	20	8	4
übrige Polychaeten (5 Sp.)	6	13	13
Peloscolex	180	268	146
Nemertinen (3 Sp.)	2	-	5
Amphipoden (2 Sp.)	9	11	3
Artendichte	20	21	24
Individuendichte	3672	3032	2312

Eine deutliche Dezimierung war bei Fabricia sabella, Capitella capitata, sowie bei den juvenilen Individuen von Scoloplos armiger und Arenicola marina eingetreten. In dem einen Anaitides-Käfig war wesentlich weniger Junggut von Littorina jugosa vorhanden (36 gegenüber 168 bzw. 148 in den anderen Käfigen), doch wäre dies auf Anaitides zurückzuführen, hätte auch der andere Anaitides-Käfig diese Abnahme zeigen müssen.

Die beschriebenen Versuche im Arenicola-Watt und im Seegraswatt stimmen darin überein, daß nur kleine Polychaeten, insbesondere Junggut von Scoloplos armiger, von Anaitides mucosa dezimiert wurden. Ebenso wie Nephtys hombergi ist auch diese räuberische Art der Endofauna spezialisiert, allerdings auf kleinere Formen.

c. Nemertinen

Nemertinen sind eine stete Komponente der Wattfauna, ihre Ernährungsweise ist ausschließlich räuberisch. Im Königshafen sind Lineus viridis und Amphiporus lactifloreus in der Seegraszone und in Schlickwattgebieten nahe der HWL zahlreich. Beide Formen sind oft miteinander vergesellschaftet. Besonders im Frühjahr, nachts und manchmal bei bedecktem Himmel kriechen beide Arten auf der Sedimentoberfläche herum. A. lactifloreus konnte ich an toten Strandkrabben und Muscheln beobachten.

JENNINGS (1960), RASMUSSEN (1973) und CANTELL (1975) berichten übereinstimmend, daß die Heteronemertine Lineus Polychaeten und Oligochaeten verschlingt. CANTELL beobachtete, wie ein 1 cm langes Exemplar von L. viridis einen Polychaeten gleicher Länge fraß.

Tetrastemma melanocephalum ist im Königshafen an das Verbreitungsgebiet von Corophium volutator gebunden. BARTSCH (1973)

beschreibt diese Art als einen spezialisierten Corophienräuber. Noch drei weitere Nemertinenarten habe ich im Königshafen gefunden, doch liegt eine sichere Determination noch nicht vor.

Amphiporus und Lineus habe ich in Aquarien mit Seegraswattsediment auf räuberische Ernährungsweise hin untersucht. Da ich für den Versuch nur 38 Individuen von L.viridis und 20 von A.lactifloreus zur Verfügung hatte, ließ ich dieses Mal den Versuch über neun Tage laufen.

Das Versuchsergebnis in Tabelle 17 ermöglicht nur Vermutungen.

Tabelle 17 : Amphiporus lactifloreus und Lineus viridis als Räuber im Seegraswatt (Aquarienversuch)
Individuen pro 100 cm^2 Versuchsdauer 9 Tage

Seegraswattbesiedlung	Kontrolle	Amphiporus	Lineus
Hydrobia	338	156	218
Littorina (2 Sp.)	3	2	-
Bivalvia (2 Sp.)	3	1	1
Spionidae (3 Sp.)	70	115	66
Capitella	61	25	5
übrige Polychaeten (6 Sp.)	10	7	6
Peloscolex	33	28	18
Lineus	2	2	(7)
Amphiporus	-	(3)	-
Artendichte	15	16	9
Individuendichte	520	336	314

Eine signifikante Dezimierung trat bei Capitella capitata im Lineus-Aquarium ein, im Amphiporus-Aquarium war die Abnahme bei Hydrobia ulvae signifikant.

In einer Corophium-Siedlung westlich Uthörn setzte ich zwei Gazekäfige mit je 625 cm^2 Grundfläche ein. Die Maschenweite der Gaze betrug 0,25 mm. Im Gegensatz zu entsprechenden Versuchen mit Nephtys und Anaitides verwandte ich aber hier noch keine rundum geschlossenen Käfige, die Gaze reichte am unteren Rand nur 15 cm in den Boden. In einen der Käfige setzte ich 40 Individuen von Amphiporus lactifloreus, der andere diente als Kontrolle. Die Versuchsdauer betrug sechs Tage.

Tabelle 18 : Amphiporus lactifloreus als Räuber im Corophium-Watt (Freilandversuch)
Gazekäfige vom 4.9.-10.9.1974 (6 Tage)
Individuen pro 200 cm^2

Corophium-Siedlung	Kontrolle	Amphiporus
Hydrobia	22	7
Retusa	-	1
Bivalvia (2 Sp.)	36	23
Pygospio	10	11
Eteone	13	16
übrige Polychaeten (4 Sp.)	8	3
Peloscolex	163	112
Corophium (2 Sp.)	35	7
übrige Crustaceen (3 Sp.)	7	5
Nemertinen (2 Sp.)	9	6
Artendichte	17	15
Individuendichte	303	191

Der Versuch lief nicht zufriedenstellend. Bei der abschließenden Untersuchung war im Kontrollkäfig die Zahl der Nemertinen sogar etwas höher als in dem Amphiporus-Käfig. Die eingesetzten Nemertinen hatten das Käfigsediment also schon wieder verlassen. Eine deutliche Dezimierung war nur bei Corophium arenarium eingetreten (Tabelle 18). Neben Tetrastemma ist Amphiporus also auch ein Corophienräuber. Ob auch andere Formen erbeutet werden, läßt sich aus diesem Versuch nicht ablesen.

d. Sonstige Räuber der Endofauna

Unter den vielen Ernährungsweisen, die für Nereis diversicolor nachgewiesen wurden, wird auch die des Räubers genannt. MUUS (1967) konnte im Aquarium beobachten, daß Corophium erbeutet wird. Ich habe mit N.diversicolor und Sediment aus einer Corophium-Siedlung in Aquarien allerdings keine räuberische Ernährungsweise feststellen können.

Nereis virens wird von RASMUSSEN (1973) als bedeutender Räuber angesehen, der vor allem junge Individuen von Arenicola marina fressen soll. Im Königshafen kommen beide jedoch nicht im gleichen Gebiet vor.

Die Phyllodocide Eteone longa ist vermutlich auch räuberisch, über ihre Ernährungsweise ist aber nichts bekannt.

In Petrischalen konnte ich mehrmals beobachten, daß Polydora spec. (wahrscheinlich P.ligni) kleinere Oligochaeten verschlang. HEMPEL (1957) beschreibt die Polydora-Arten als Strudler.

3. Vergleich der Beutespektren

Räuber der Epifauna und des Nektons

1) Während der Ebbe treten unter den temporären Arten nur die Küstenvögel als bedeutende Räuber auf. Die größten Schwärme sind im Herbst und im Frühjahr zu beobachten.

2) Während der Überflutung sind Strandkrabben, Garnelen und Grundeln die wichtigsten temporären Räuber. Die Beutewahl ist opportunistisch. Die Weite des Beutespektrums und ihre Anzahl zeichnen die Strandkrabbe Carcinus maenas als den Haupträuber unter den temporären Arten im Watt aus. Garnelen und Grundeln halten sich über den Wattflächen von Juni bis Anfang Oktober auf. Mehrjährige Strandkrabben erscheinen im Eulitoral schon im April, die Jugendstadien kommen in großen Mengen nach einem Brutfall im Juli. Beide verlassen die Wattoberfläche ebenfalls Anfang Oktober.

3) Die Küstenvögel sind überwiegend tagaktiv. Die übrigen Räuber der Epifauna und auch die des Nektons intensivieren besonders nachts ihre Beutesuche.

Räuber der Endofauna

4) Für Nephtys hombergi sind im Sandwatt die Polychaeten Scoloplos armiger und Capitella capitata und im Muddwatt Heteromastus filiformis wichtige Beute.

5) Anaitides mucosa erbeutet vor allem kleinere Polychaeten wie Fabricia sabella, Pygospio elegans und auch Jungformen verschiedener Arten, darunter von Scoloplos armiger, Capitella capitata und Arenicola marina.

6) Lineus viridis erbeutet Capitella capitata. Amphiporus lactifloreus frißt im Seegraswatt eventuell junge Hydrobien, in der Corophium-Zone Corophium arenarium.

7) Die untersuchten Räuber der Endofauna haben engere Beutespektren als die temporären Räuber der Epifauna und des Nektons.

II. Einfluß der Bodenstrukturen auf den Feinddruck

Unter Bodenstrukturen versteht man die Art der räumlichen Anordnung der festen Bodenbestandteile. Vergleichende Untersuchungen zeigen, daß sich zwischen Organismenbesiedlung und Bodenstruktur Korrelationen ergeben (z.B. WIESER (1964). Mit den folgenden zwei Experimenten will ich untersuchen, ob Bodenstrukturen Einfluß auf den Fangerfolg räuberischer Arten haben können; mit anderen Worten, ob Bodenstrukturen mitunter nur indirekt über den Feinddruck die Besiedlung bestimmen.

1. Korngrößen des Sediments

In einem einfachen Aquarienexperiment habe ich die Fangeffektivität der Garnele Crangon crangon in fein- und grobkörnigem Sediment getestet (Abb.23). Eine Hälfte des Aquariums erhielt Feinsand, die andere Grobsand. Als Beutetiere wurden in jede Aquarienhälfte 300 junge Herzmuscheln (< 2 mm lang) gesetzt. Eine Glasscheibe verhinderte, daß die jungen Muscheln von einer Sedimentart zur anderen wandern konnten. Nach 39 Stunden mit sechs ausgewachsenen Garnelen im Aquarium habe ich die Überlebensraten der Herzmuscheln miteinander verglichen. Wie Abb.23 zeigt, sind die Überlebenschancen im grobkörnigen Sediment signifikant günstiger gewesen. Die oftmals gleiche Größe von Sandkörnern und Muscheln setzt offensichtlich die Fangeffektivität der Garnelen herab. Im Feinsandwatt ist der Feinddruck auf Muscheljunggut also höher als im Grobsandwatt, wenn Crangon crangon als Räuber auftritt.

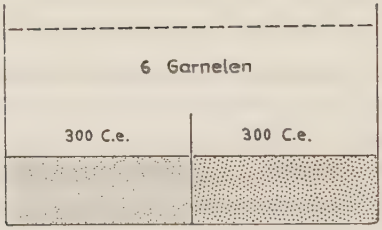


Abb.23. Fangeffektivität der Garnele (Crangon crangon) in fein- und grobkörnigem Sediment mit Junggut der Herzmuschel (Cardium edule) als Beute

Grundfläche des Aquariums 374 cm^2, je zur Hälfte mit Feinsand der Korngrößen 125-250 µm und Grobsand der Korngrößen 500-1000 µm angefüllt. Zu jedem Sediment wurden 300 junge Herzmuscheln (< 2 mm lang) gegeben.
Die Versuchsdauer betrug 39 Stunden

2. Sedimentdurchwurzelung

Mit Aquarienversuchen habe ich die Intensität des Feinddrucks, ausgehend von zunehmender Individuendichte junger Strandkrabben (Carapaxbreiten um 5 mm), auf die Endofauna im Seegraswatt bestimmt (Abb.24).

Bei drei Strandkrabben pro 100 cm^2 überlebten von 338 Individuen der Endofauna nach drei Tagen noch 58,9%. Danach müßten

7 bis 8 Strandkrabben pro 100 cm^2 ausreichen, um die Endofauna vollständig zu dezimieren. Die Versuche zeigten jedoch, daß die Dezimierung mit sinkender Beutedichte prozentual abnimmt. Bei 13 Strandkrabben pro 100 cm^2 überlebten 39,9%.und bei 22 Krabben immer noch 13,3%.

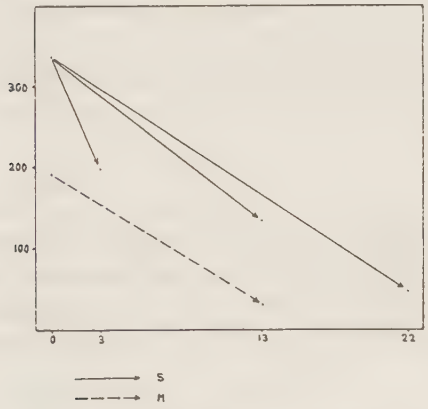


Abb.24. Junge Strandkrabben (Carcinus maenas, Carapaxbreiten ca.5 mm) als Räuber im Seegraswatt und im Muddwatt (Aquarienversuch).

Auf der Abzisse sind die Besatzdichten mit jungen Strandkrabben aufgetragen, auf der Ordinate die für die Endofauna (Individuen pro 100 cm^2).

Die Pfeile geben die Abnahme der Endofauna bei Zugabe von Strandkrabben wieder, im Seegraswatt (S) und im Muddwatt (M).

Diese Angaben sind jedoch spezifisch für die Verhältnisse im Seegraswatt. Im Muddwatt lag die Individuendichte der Beutetiere pro 100 cm^2 zur Versuchszeit bei 193. Mit 13 jungen Strandkrabben pro 100 cm^2 überlebten nach drei Tagen im Aquarium nur 15,6%, das sind gegenüber entsprechenden Versuchsbedingungen im Seegraswatt 24,4% weniger. Nach drei Versuchstagen war im Muddwatt sogar die absolute Beutedichte noch niedriger als im Seegraswatt mit 22 Strandkrabben pro 100 cm^2 (Abb.24).

Der Unterschied wird durch das dichte Wurzelwerk von Zostera nana verursacht. Dieses Wurzelgeflecht stellt einen Raumwiderstand dar, der den Feinddruck der Epifauna im Seegraswatt merklich herabsetzt.

Beide Versuche zeigen, daß die Intensität des Feinddrucks von Bodenstrukturen abhängig ist. Ist also eine Art im Grobsandwatt oder im Seegraswatt zahlreich vertreten, kann auch ein vom Raumwiderstand verminderter Feinddruck dafür ausschlaggebend sein.

III. Aussperrung temporärer Räuber der Wattfauna

Unter temporären Räubern verstehe ich hier sowohl die Küstenvögel, die das Watt überwiegend während der Ebbe aufsuchen, als auch die räuberischen Formen der Epifauna und des Nektons, die während der Überflutung auftreten.

Die temporären Arten habe ich mit den auf S.11 beschriebenen Käfigen von kleineren Wattflächen ausgesperrt. Die unterschiedlichen Siedlungsdichten innerhalb der Käfige im Vergleich mit denen auf der Kontrollfläche veranschaulichen den Einfluß ausgesperrter Räuber.

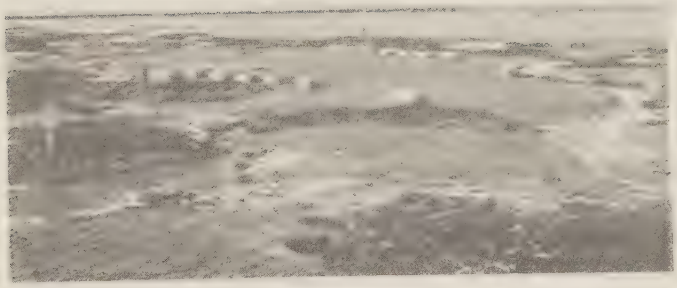
Im allgemeinen entwickelte sich unter den Käfigen eine individuen- und artenreichere Fauna. Sie kann durch verbesserte Überlebensraten sowie durch erhöhte Ansiedlung von Jugendstadien im Käfig zustande kommen.

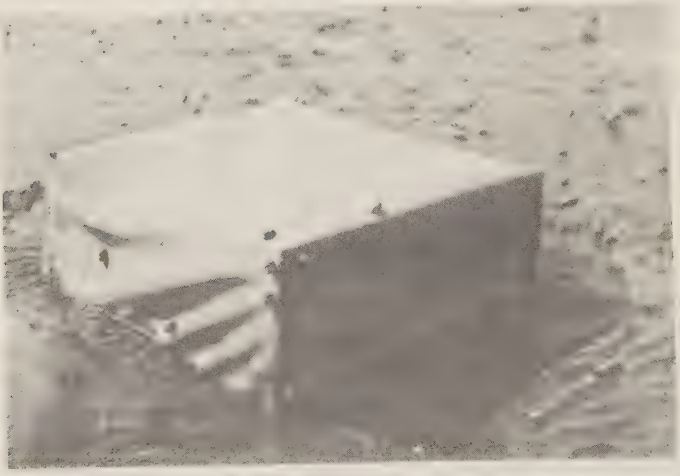
Die vermehrte Siedlungsdichte im Käfig darf nicht vorbehaltlos als direktes Ergebnis des fehlenden Feinddrucks gewertet werden. Konkurrenz, Amensalismus und räuberische Arten der Endofauna können den direkten Effekt verändern oder verwischen. Zusätzlich kann der Käfig noch Arten der Epifauna 'einfangen', so z.B. wenn junge Littorinen in den Käfig gelangen, in ihm heranwachsen, dann aber durch die engen Maschen nicht mehr entweichen können.

1. Muddwatt

a. Käfige mit 1 mm Maschenweite

In der zweiten Julihälfte 1975 setzte ich einen Gazekäfig für 15 Tage im Muddwatt ein. Zu dieser Zeit erreichten hier während der Überflutung junge Strandkrabben, Garnelen und Grundeln ihre höchsten Individuendichten. Ihre Aussperrung bewirkte in dieser kurzen Zeit schon weitgehende Änderungen im Siedlungsbild. Die Individuendichte hatte sich im Schutz des Käfigs gegenüber der Kontrollfläche fast verdoppelt (Tabelle 19).





Aussperrungskäfige im Muddwatt

Ende Juli fand ein Brutfall junger Hydrobien statt. Diese Jugendstadien lassen sich während der Überflutung am Oberflächenhäutchen des Wassers hängend über die Wattflächen verdriften. Die Maschenweite des Käfigs war mit 1 mm zwar noch weit genug, um diese kleinen Schnecken hindurchzulassen, die Maschen konnten aber dennoch ein Wiederherausdriften der Schnecken verhindern. Der Unterschied der Siedlungsdichten muß also nicht das Resultat fehlenden Feinddrucks im Käfig sein.

Tabelle 19 : Aussperrungskäfig (Maschenweite 1 mm) im Muddwatt vom 18.7.-2.8.1975 (15 Tage)
Individuen pro 200 cm^2

Muddwattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia (Junggut)	4	248
Muscheljunggut (4 Sp.)	9	16
Spionidae (4 Sp.)	298	387
Capitella	24	21
Heteromastus <15 mm lang	43	58
>15 mm lang	7	6
Tharyx	64	64
übrige Polychaeten (3 Sp.)	3	9
Peloscolex	156	282
Crustaceen (3 Sp.)	1	5
Artendichte	14	18
Individuendichte	608	1096

Anders verhält es sich jedoch bei den veränderten Siedlungsdichten von Peloscolex benedeni (44,7%), Muscheljunggut (43,8%) und Pygospio elegans (24,4%). Hier muß angenommen werden, daß Feinddruck auf der Kontrollfläche diese Arten der Endofauna dezimierte. Kaum oder keine Änderungen sind bei Heteromastus filiformis, Capitella capitata und Tharyx marioni eingetreten.

Weitere Gazekäfige mit einer Maschenweite von 1 mm standen im Muddwatt vom

13.6.- 9.10.74 (117 Tage)
31.3.-20. 6.75 (81 Tage)
1.7.-11.10.75 (103 Tage),

also durchschnittlich über einen Zeitraum von drei Monaten; ein Käfig vom Frühjahr bis zum Sommer und die beiden anderen vom Sommer bis zum Herbst.

In allen drei Aussperrungsversuchen war bei Ende der Versuchszeit die Artendichte in den Käfigen höher als auf den Kontrollflächen (Tabellen 20, 21, 22). Bis zum Sommer entstand nur ein geringer Unterschied, zum Herbst dagegen nimmt die Artendichte auf den Kontrollflächen drastisch ab, so daß 1975 im Käfig das Vierfache der Artendichte vorhanden war (Abb.25a). Hier läßt sich eine Tendenz erkennen: Die hohe Artendichte der gesamten Makrofauna des Muddwatts bleibt nach dem Sommer in den Käfigen - im Gegensatz zur Kontrollfläche - erhalten. Dieses zeigt sich sehr gut bei den Polychaeten (Tabelle 22). Es kommen keine neuen Arten hinzu, sondern es bleibt bei dem hohen Artenbestand vom Beginn des Sommers.

Tabelle 20 : Aussperrungskäfig (Maschenweite 1 mm)
im Muddwatt vom 13.6.-9.10.1974 (117 Tage)
Individuen pro 400 cm^2

Muddwattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia ulvae	1	1
+ Littorina littorea	1	13
Muscheljunggut:		
Cardium edule	2	189
Abra alba	-	91
Angulus tenuis	-	6
Macoma baltica	1	5
Spisula subtruncata	-	4
Mya arenaria	1	3
Cardium edule (4-jährig)	5	3
Pygospio elegans	1	157
Polydora spec.	-	71
Malacoceros fuliginosus	-	19
Tharyx marioni	9	889
Pectinaria koreni	-	1
Eteone longa	-	29
Anaitides mucosa	-	5
Nephtys hombergi	1	5
Nereis virens	-	1
Microphthalmus spec.	4	92
Scoloplos armiger	-	1
Capitella capitata	7	32
Heteromastus filiformis	52	45
Peloscolex benedeni	65	1792
Carcinus maenas (juv.)	-	5
Artendichte	12	22
Individuendichte	150	3459

+ in den Käfig bei Versuchsbeginn eingesetzt.
Die geringe Zahl auf der Kontrollfläche beruht auf Abwanderung in die Miesmuschelbänke zu Beginn des Herbstes.

Tabelle 21 : Aussperrungskäfig (Maschenweite 1 mm) im Muddwatt vom 31.3.-20.6.1975 (81 Tage)

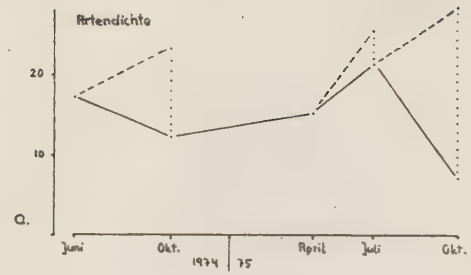
Individuen pro 400 cm^2

Muddwattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Schneckenjunggut:		
Hydrobia ulvae	82	18
Littorina littorea	-	1
Littorina obtusata	-	5
Littorina jugosa	2	3
Hydrobia ulvae (ad.)	-	1
Littorina littorea (ad.)	1	1
Muscheljunggut:		
Cardium edule	20	307
Abra alba	1	15
Angulus tenuis	-	1
Macoma baltica	28	939
Spisula subtruncata	-	1
Venerupis pullastra	-	1
Mytilus edulis	1	25
Mya arenaria	27	33
Cardium edule (5-jähr.)	-	2
Macoma baltica (ad.)	-	1
Pygospio elegans	237	706
Spio filicornis	1	-
Polydora spec.	15	104
Malacoceros fuliginosus (juv.)	15	43
Fabricia sabella	1	-
Ampharete acutifrons (juv.)	1	3
Tharyx marioni	63	203
Eteone longa	1	15
Anaitides mucosa	1	1
Nereis diversicolor (juv.)	6	28
Nephtys hombergi	3	3
Microphthalmus spec.	1	9
Scoloplos armiger (juv.)	22	206
Arenicola marina (juv.)	-	4
Capitella capitata	41	222
Heteromastus filiformis	47	25
Peloscolex benedeni	180	373
Tetrastemma melanocephalum	1	-
Corophium volutator	29	22
Gammarus locusta	-	1
Carcinus maenas (juv.)	1	7
Artendichte	21	25
Individuendichte	828	3332

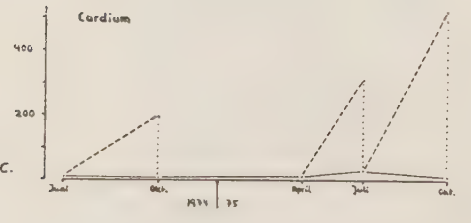
Tabelle 22 : Aussperrungskäfig (Maschenweite 1 mm) im Muddwatt vom 1.7.-11.10.1975 (103 Tage)

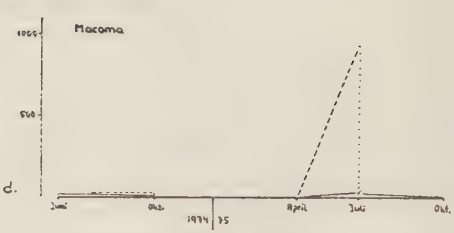
Individuen pro 400 cm^2

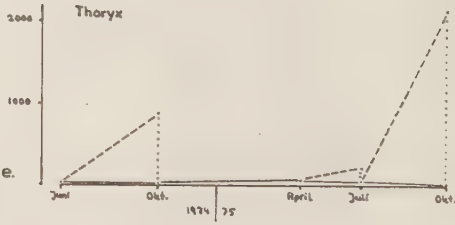
Muddwattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia ulvae	1	4
Littorina littorea	-	1
Muscheljunggut:		
Cardium edule	3	513
Abra alba	-	9
Macoma baltica	-	2
Scrobicularia plana	-	1
Spisula subtruncata	-	74
Mytilus edulis	-	5
Mya arenaria	-	35
Pygospio elegans	7	140
Spio filicornis	1	20
Polydora spec.	-	213
Malacoceros fuliginosus	-	162
Ampharete acutifrons	-	2
Lanice conchilega	-	2
Tharyx marioni	3	2129
Eteone longa	-	47
Anaitides mucosa	-	3
Nephtys hombergi	1	2
Nereis diversicolor	-	3
Microphthalmus spec.	-	3
Harmothoe sarsi (juv.)	-	1
Pholoe minuta	-	1
Scoloplos armiger	-	1
Capitella capitata	37	56
Heteromastus filiformis	96	89
Peloscolex benedeni	328	1222
Tetrastemma spec.	-	1
Corophium volutator	-	196
Artendichte	7	28
Individuendichte	477	4937

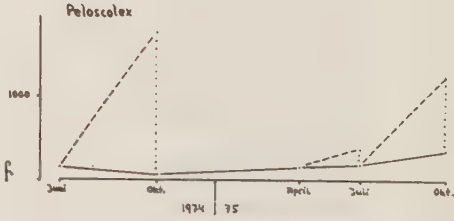

Artendichte
20
10
a.
Juni
Okt.
1974
April
Juli
Okt.
75

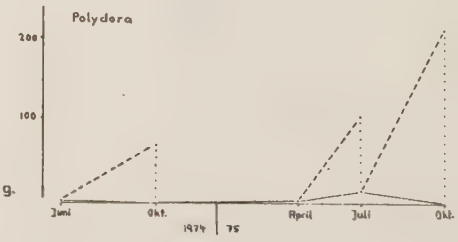
Individuendichte
4000
2000
b.
Juni
Okt.
1974
1975
April
Juli
Okt.


Cardium
400
200
c.
Juni
Okt.
1974
75
April
Juli
Okt.


Macoma
d.
Juni
Okt.
1974
75
April
Juli
Okt.


Thoryx
2000
1000
e.
Juni
Okt.
1974
75
April
Juli
Okt.


Peloscolex
1000
f.
Juni
Okt.
1974
75
April
Juli
Okt.


Polydora
200
100
g.
Juni
Okt.
1974
75
April
Juli
Okt.

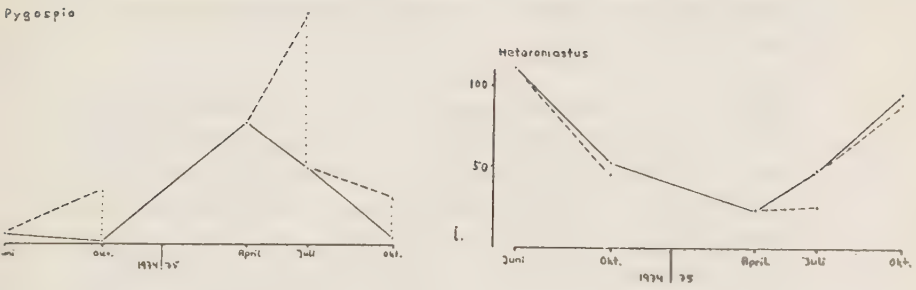


Abb.25. Siedlungsdichten der Fauna im Muddwatt auf der Kontrollfläche und im Schutz der Gazekäfige

Individuen pro 400 cm^2

____ Besiedlung auf der Kontrollfläche

---- Besiedlung in den Gazekäfigen

a. mittl.Artenzahl pro 400 cm^2
b. Gesamtindividuendichte
c. Junggut von Cardium edule
d. Junggut von Macoma baltica
e. Tharyx marioni
f. Peloscolex benedeni
g. Polydora spec.
h. Pygospio elegans
i. Heteromastus filiformis

Das Muscheljunggut setzt sich in den Käfigen zum Teil aus Arten zusammen, die entweder diesem feinkörnigen Sediment fremd sind (Angulus tenuis), oder die sonst nur im Sublitoral vorkommen (Abra alba, Spisula subtruncata, Venerupis pullastra).

Die Individuendichten fast aller Arten nahmen im Schutz der Käfige zu (Abb.25), obwohl räuberische Arten der Endofauna ebenfalls zahlreicher geworden waren, darunter Eteone longa,

Anaitides mucosa, Nephtys hombergi, Polydora spec. u.a.. Im Herbst 1974 drang sogar ein ca.200 mm langer Nereis virens in den Käfig ein.

Cardium edule produziert ständig Junggut, entsprechend erfolgte in jedem Käfig eine hohe Ansiedlung. Macoma baltica dagegen produziert nur im Frühsommer Junggut. Dieses wird durch die hohe Siedlungsdichte im Käfig von April - Juni 1975 angezeigt. Bei Tharyx marioni und Peloscolex benedeni fällt auf, daß der Schutzeffekt von April bis Juni relativ gering war, im Herbst dagegen sehr deutlich, gleichgültig, ob auf der Kontrollfläche die Siedlungsdichte gerade zu- oder abnahm. Polydora spec. hatte im Sommer 1975 im Muddwatt ein Häufigkeitsmaximum, in den Schutzkäfigen erst im Herbst. Abundanzschwankungen solcher Art sind also keine internen Populationseigenschaften, sondern können durch die Aussperrung temporärer Arten verändert werden. Das trifft für Pygospio elegans nicht zu. Die Abundanzabnahme von April bis Oktober wurde durch den Schutzeffekt des Käfigs nicht aufgehalten.

Abweichend von allen anderen Arten verhält sich Heteromastus filiformis. Die größeren Individuen dieses Capitelliden siedeln so tief, daß sie von den Räubern der Epifauna nicht mehr erreicht werden können. So stellen die Käfige für ihn auch keinen Schutz dar. Seine etwas niedrigeren Besiedlungsdichten unter den Käfigen sind nicht signifikant (Abb.25).

Die Dominanzkurven für Käfig- und Kontrollbesiedlungen unterscheiden sich nicht wesentlich (Abb.26). In den beiden Intervallen von 1975 ist ein leichter Anstieg der Diversität im Käfig zu beobachten. Der für Sommer und Herbst typische Kurvenverlauf im Muddwatt wird durch die Aussperrung temporärer

Räuber nicht verändert. Die Rangfolge der dominanten Arten weicht allerdings in den Käfigen von der im Kontrollfeld ab.

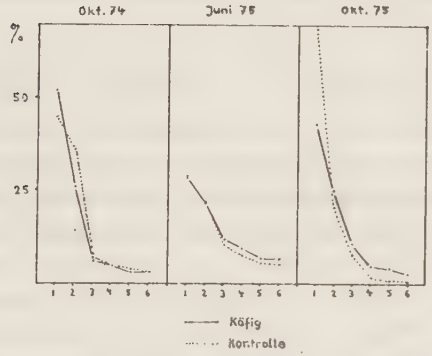


Abb.26. Dominanzkurven für die jeweils sechs häufigsten Arten auf der Kontrollfläche und im Schutz der Gazekäfige

(nähere Erläuterungen befinden sich unter Abb.20)

Wird die Differenz der Individuendichten zwischen Kontrollfeld und Käfigen als Maß für den Schutzeffekt herangezogen, so fällt auf, daß vom Frühjahr bis zum Sommer die Differenz viel geringer ist als vom Sommer bis zum Herbst (Abb.25b). Entsprechendes gilt für die Artendichte.

In den Monaten Juli, August und September erreichen unter den temporären Arten junge Strandkrabben, Garnelen und Grundeln ihre höchsten Bestandszahlen. Da gerade diese Arten mit den

Käfigen ausgesperrt wurden, ist naheliegend, daß sie die Besiedlungsunterschiede entscheidend verursachten. Arten- und Individuendichten steigen im Muddwatt bis zum Sommer an und fallen dann zum Herbst wieder ab. Die Ergebnisse der Aussperrungsversuche besagen, daß der Feinddruck der temporären Räuber den Verlauf der Abundanzschwankungen bestimmt.

b. Käfigserien mit verschiedenen Maschenweiten

Im Muddwatt stellte ich Käfigserien mit verschiedenen Maschenweiten (0,5 , 1 , 2 , 5 und 20 mm)auf. Dieser Versuch sollte zeigen, welche Größenklassen der temporären Räuber die einschneidensten Änderungen in der Muddwattfauna hervorrufen.

Mit einem Nylonnetz von 20 mm Maschenweite bespannte Käfige können nur Vögel und große Bodenfische aussperren. Die Maschenweite 5 mm können noch sehr kleine Strandkrabben, Garnelen und Grundeln passieren, während die Weiten 2 bzw. 1 und 0,5 mm alle temporären Räuber des Muddwatts aussperren.

Drei Käfigserien mit verschiedenen Maschenweiten standen 1975 im Muddwatt von

- April bis Juli
- Juli bis September
- April bis September.

Die Käfige mit 5 , 2 , 1 und 0,5 mm weiten Maschen verursachten deutliche Abundanzsteigerungen gegenüber den Kontrollflächen. Das Nylonnetz mit 20 mm Maschenweite stellte keinen meßbaren Schutz vor räuberischen Arten dar.

Nicht alle veränderten Siedlungen innerhalb der Käfige sind auf die Aussperrung temporärer Arten zurückzuführen. Die Ansiedlung kann auch von der Art der Gaze abhängen, oder unter

den eingeschlossenen Arten ändern Wechselbeziehungen zusätzlich das Besiedlungsbild. Im folgenden wird die relative Bedeutung dieser drei Komponenten anhand der Ergebnisse aus den Käfigserien besprochen.

Käfigserie von April bis Juli (Tabelle 23)

Das Nylonnetz mit 20 mm Maschenweite hat offensichtlich keinen Schutzeffekt für die Endofauna gehabt. Im Gegenteil, einige Arten z.B. Macoma baltica und Peloscolex benedeni sind sogar auf der Kontrollfläche häufiger. Beobachtungen zeigten, daß diese Käfige auf Strandkrabben anziehend wirken. Zur Ebbe gruben sie sich bevorzugt entlang der Netzverankerung im Sediment ein oder hielten sich unter Blasentang auf, den die Strömung am Netz abgelagert hatte. Diese Strandkrabben dezimierten die Endofauna in den Käfigen stärker als auf den ungeschützten Kontrollflächen.

Ab 5 mm Maschenweite und weniger tritt dann ein deutlicher Schutzeffekt ein. Da Garnelen und Grundeln im Juni, die 0-Gruppe der Strandkrabben erst im Juli in großer Zahl im Muddwatt eintreffen, verbleiben für diesen Versuchsabschnitt nur noch die älteren Strandkrabben als bedeutende temporäre Räuber. Daraus folgt, daß die Feinddruck-Komponente für alle Käfige der Maschenweite ≤5 mm gleich sein muß.

Dieser Forderung entsprechen die Besiedlungen unter den Käfigen mit 5 , 2 und 1 mm Maschenweite. Zwischen diesen drei sind keine wesentlichen Unterschiede zu beobachten.

Der Käfig mit 0,5 mm -Gaze weicht hingegen deutlich ab. Ein Brutfall von Hydrobia ulvae war 'eingefangen' worden. Muscheljunggut von Mya arenaria und Mytilus edulis - beide haben eine Byssusdrüse, um sich festzuspinnen- sind ebenfalls in diesem

Tabelle 23 : Aussperrungskäfige mit verschiedenen Maschenweiten im Muddwatt von April bis Juli 1975

Individuen pro 400 cm^2

	Kontrolle	Maschenweite der Aussperrungskäfige (mm)				
		20.	5	2	1	0.5
Muddwattbesiedlung						
Hydrobia	82	28	30	50	19	1696
Littorina (3 Sp.)	3	4	-	4	10	8
Alderia	-	-	-	-	-	1
Muscheljunggut:						
Macoma	28	7	717	745	939	923
Cardium	20	16	451	431	307	394
Mya	27	4	52	88	33	294
Mytilus	1	3	19	42	25	101
übrige (4 Sp.)	1	-	4	14	18	5
Muscheln > 8 mm lg. (4 Sp.)	-	1	6	6	6	5
Pygospio	237	249	493	609	706	1413
Polydora	15	10	67	94	104	202
Malacoceros	15	14	46	93	44	242
Tharyx	63	41	65	107	203	121
Scoloplos	22	4	131	55	206	118
Capitella	41	48	264	233	222	78
übrige Polychaeten (10 Sp.)	62	91	97	81	88	112
Peloscolex	180	98	198	273	373	451
Nemertinen (2 Sp.)	1	-	-	-	-	1
Crustaceen (5 Sp.)	30	6	48	93	30	35
Artendichte	21	22	26	24	25	30
Individuendichte	828	624	2685	3125	3332	6197

Käfig signifikant häufiger. Da sie meist noch klein genug waren, um den Käfig wieder verlassen zu können, hat entweder die engmaschige Gaze auf das Ansiedlungsverhalten attraktiv gewirkt oder die in diesem Käfig ebenfalls zahlreicher auftretenden Spioniden mit ihren Wohnröhren begünstigten die Ansiedlung. Besonders junge Miesmuscheln heften sich gern an die 'Schornsteine' der Pygospio-Röhren, um nicht im muddigen Sediment zu versinken.

Für das Massenauftreten der Spioniden in diesem Käfig kommt auch eine attraktive Wirkung der engmaschigen Gaze auf die Neuansiedlung in Frage. Interessant ist, daß Capitella capitata in diesem Käfig spärlicher ist als in den anderen. Dieser überwiegend frei grabende Polychaet könnte durch die vielen Spioniden-Röhren verdrängt worden sein.

In den Käfigen mit 5 , 2 und 1 mm Maschenweite war die oberste Sedimentschicht (etwa 1 cm tief) viel lockerer gelagert als auf dem Kontrollfeld, dadurch war auch das Niveau der Sedimentoberfläche 1-2 cm höher als die Umgebung. Dies haben wohl die vielen Jungmuscheln und grabenden Polychaeten verursacht. Im Käfig mit der Maschenweite 0,5 mm war die oberste Sedimentschicht dagegen fest gelagert und das Oberflächenniveau gleich mit der Umgebung. Wahrscheinlich wird das ein Einfluß der Massenentfaltung röhrenbauender und so auf das Sediment stabilisierend wirkender Spioniden sein bei relativem Zurücktreten der grabenden Formen.

Großen Einfluß auf die Sedimentlagerung hat Arenicola marina. Durch seine Trichter- und Kothaufenbildungen hält er die obere Sedimentschicht in Bewegung. Juvenile dieser Art haben sich in den Käfigen, im Gegensatz zu den Kontrollflächen, halten können (Tabelle 24). Anfang April, als die Käfige aufgestellt wurden,

lebten pro Käfigfläche (2500 cm^2) 360 juvenile Arenicola. Im Käfig mit den 5 mm-Maschen konnten sie sich am besten halten, sie fehlten dagegen ganz im engmaschigsten Käfig. Die heranwachsenden Wattwürmer behindern durch die Sedimentveränderung vor allem den Röhrenbau der kleineren Spioniden. Entsprechend sind die Abundanzen von Arenicola (30-50 mm lang) und von Spioniden unter den Käfigen gegenläufig.

Tabelle 24 : Arenicola marina im Schutz der Aussperrungskäfige (Serie: April/Juli 1975)

Maschenweite (mm)	-	20	5	2	1	0,5
Arenicola pro Käfig ($2500\ cm^2$)	-	-	156	94	25	-

In Abb.27 sind die wesentlichen Resultate nocheinmal zusammengefaßt. Schutzeffekte treten erst ab 5 mm Maschenweite auf. Muscheljunggut ist in den drei Käfigen mit 5 , 2 und 1 mm Maschen etwa gleich häufig, in dem Käfig mit 0,5 mm Maschenweite liegt die Siedlungsdichte höher, bedingt durch hohe Individuenzahlen von Mya arenaria und Mytilus edulis. Auch die Spioniden nehmen sprunghaft bei 5 und 0,5 mm Maschenweite zu. Ursachen sind im ersten Fall der fehlende Feinddruck, im zweiten Fall Wechselbeziehungen zur übrigen Endofauna oder eine Attraktivität der engmaschigen Gaze. Die anderen Polychaeten nehmen zwar auch bei 5 mm Maschenweite sprunghaft zu, aber am wenigsten bei engster Maschenweite.

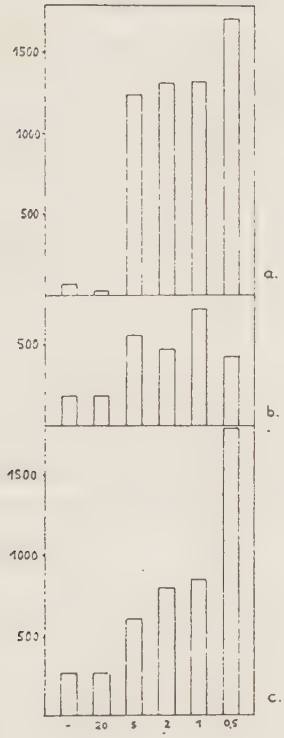


Abb.27

Schutzeffekte der Aussperrungskäfige verschiedener Maschenweiten im Muddwatt

Versuchszeit von April bis Juli 1975

Auf der Abzisse sind die Maschenweiten in mm eingetragen, die Säulenhöhen geben die Individuendichten pro 400 cm^2 an.

a. Muscheljunggut b. Polychaeten ohne Spioniden c. Spioniden

Käfigserie von Juli bis September (Tabelle 25)

Während dieser Zeit traten junge Strandkrabben, Garnelen und Grundeln in großen Schwärmen im Muddwatt auf. Die kleineren Stadien waren in der Lage, die Maschenweiten 5 und 2 mm zu passieren. Folglich war diesmal kein sprunghafter Anstieg der Siedlungsdichten ab 5 mm Maschenweite zu erwarten, sondern mehr ein gradueller Anstieg bis zur Maschenweite 1 mm. Auch ist zu berücksichtigen, daß bei diesem Versuch temporäre Räuber von engmaschigen Käfigen 'eingefangen' werden konnten. Für Grundeln und Garnelen trifft dies nicht zu, da sie mit dem ablaufenden Wasser regelmäßig in die Priele ziehen, junge Strandkrabben können dagegen im Käfig heranwachsen.

Bei einer Zählung im August befanden sich in dem 0,5 mm-Käfig keine jungen Strandkrabben, in dem mit 1 mm Maschenweite nur sehr wenige. In den Käfigen mit 2 und 5 mm Maschen waren dagegen bis zu sechs junge Strandkrabben pro 100 cm^2 vorhanden. Ende September befanden sich nur noch in den Käfigen mit 5 mm Maschenweite Strandkrabben, daneben auch junge Garnelen.

Den graduellen Anstieg der Siedlungsdichten von den grob- zu den engmaschigen Käfigen zeigt das Muscheljunggut auf. Die jungen Herzmuscheln setzten sich allerdings aus zwei deutlich getrennten Brutfällen zusammen (Abb.28). Ein Brutfall fand im Juli statt, die Herzmuscheln dieser Kohorte haben Ende September eine Länge von 15-22 mm. Der zweite Brutfall fand Anfang September statt und diese Individuen waren alle zur Untersuchungszeit noch kürzer als 2 mm. In den Käfigen mit 5 und 2 mm weiten Maschen bildeten die Herzmuscheln des Julibrutfalles dichte Bestände. Der Septemberbrutfall war dagegen in den Käfigen mit 1 und 0,5 mm weiten Maschen stark vertreten. Zu etwa gleichen Teilen aus beiden Brutfällen setzte sich die

Tabelle 25 : Aussperrungskäfige mit verschiedenen Maschenweiten im Muddwatt von Juli bis September 1975

Individuen pro 400 cm^2

	Maschenweiten der Aussperrungskäfige (mm)				
	Kontrolle	5	2	1	0,5
Muddwattbesiedlung					
Gastropoden (2 Sp.)	-	-	2	5	2
Muscheljunggut:					
Cardium < 2 mm lang	3	4	144	508	583
>12 mm lang	-	137	121	5	-
Spisula	-	1	27	74	120
Mya	-	1	9	35	41
übrige (7 Sp.)	-	2	8	17	31
Pygospio	7	-	10	140	99
Polydora	-	-	102	213	187
Malacoceros	-	1	16	162	19
Tharyx	3	506	349	2129	473
Heteromastus	96	121	33	89	33
Capitella	37	17	8	56	17
übrige Crustaceen (3 Sp.)	4	13	18	95	54
Peloscolex	328	428	294	1222	1100
Tetrastemma	-	-	-	1	-
Corophium	-	1	-	196	-
übrige Crustaceen (25 Sp.)	-	1	1	-	1
Artendichte	7	17	22	28	21
Individuendichte	477	1233	1142	4937	2760

Herzmuschelbesiedlung in dem Käfig mit 2 mm- Maschen zusammen (Abb.28).

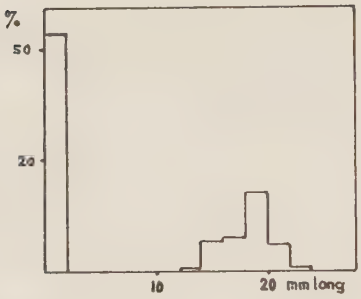


Abb.28 Größenklassenverteilung für Cardium edule durch einen Käfig mit 2 mm weiten Maschen im Muddwatt von Juli bis September 1975 geschützt

Dieses Phänomen kann nicht allein durch Aussperrung bestimmter Größenklassen temporärer Räuber erklärt werden, sondern Wechselbeziehungen der Fauna innerhalb der Käfige müssen dieses Besiedlungsbild mitgeprägt haben.

Entsprechendes muß auch für die merkwürdige Verteilung der Besiedlungsdichten von Tharyx marioni angenommen werden. In dem Käfig mit 1 mm Maschenweite hat dieser Polychaet eine Besiedlung, die 4 bis 5 mal höher ist als in den anderen Käfigen.

Wie auch Abb.29 zeigt, ist in dieser Käfigserie von Juli bis September kein so einheitliches Besiedlungsbild vorhanden wie in der April/Juli Serie. Nur zum Teil kann dieses Ergebnis

Abb.29

Schutzeffekte der Aussperrungskäfige verschiedener Maschenweiten im Muddwatt

Versuchszeit von Juli bis September 1975

Auf der Abzisse sind die Maschenweiten in mm eingetragen, die Säulenhöhen geben die Individuendichten pro 400 cm^2 an.

a. Muscheljunggut

b. Spioniden

c. Polychaeten ohne Spioniden

auf den Aussperrungseffekt zurückgeführt werden. Interspezifische Faktoren in der Endofauna kommen stärker zur Geltung.

Das ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß eine Herzmuschel vom Brutfall im Juli bis Ende September schon ein durchschnittliches Volumen von 2 cm^3 erreicht bzw. einen Platz von ca. 20 x 15 mm beansprucht. Bei einer Siedlungsdichte von 137 Muscheln pro 400 cm^2, wie im Käfig mit 5 mm

Maschenweite, ist damit schon der gesamte verfügbare Platz im Käfig ausgefüllt. Der übrigen Endofauna verbleiben nur die schmalen Zwischenräume im 'Herzmuschelpflaster'.

Im Juli hat sich auch Lanice conchilega in den Käfigen angesiedelt (Tabelle 26). Dieser große röhrenbauende Polychaet erreicht mit seinen Tentakeln eine umliegende Fläche von etwa 100 cm^2 und dürfte daher zumindest als Nahrungskonkurrent ins Gewicht fallen.

Tabelle 26 : Lanice conchilega im Schutz der Aussperrungskäfige - Serie: Juli-September 1975

	Maschenweiten (mm)				
	Kontrolle	5	2	1	0,5
Lanice pro Käfig (2500 cm^2)	-	22	22	12	-

Wieder weist der Käfig mit der höchsten Siedlungsdichte sedentärer Polychaeten (Tharyx und Spioniden) eine relativ stabile Sedimentlagerung auf. In den übrigen drei Käfigen ist die oberste Schicht dagegen sehr locker.

Käfigserie von April bis September (Tabelle 27)

In alle Käfige drangen im Juli Megalopa-Stadien von Carcinus maenas ein, allerdings nur in geringerem Maße in die engmaschigsten Käfige. Von Aussperrung kann aber bei diesen Käfigen kaum die Rede sein, denn alle enthielten im September junge Strandkrabben, von denen einzelne schon Carapaxbreiten um 20 mm erreicht hatten. Bei dieser Käfigserie

Tabelle 27 : Aussperrungskäfige mit verschiedenen Maschenweiten im Muddwatt von April bis September 1975

Individuen pro 400 cm^2

	Maschenweite der Aussperrungskäfige (mm)					
	Kontrolle	20	5	2	1	0,5
Muddwattbesiedlung						
Hydrobia	-	-	2	-	3	232
Littorina	-	1	1	2	1	63
Muscheljunggut:						
Cardium < 2 mm lg.	3	2	17	3	8	1
>12 mm lg.	-	-	1	79	200	178
Macoma	-	1	5	9	77	41
übrige (3 Sp.)	-	2	4	1	3	4
Tharyx	3	3	312	234	237	209
Heteromastus	96	126	33	31	102	81
übrige Polychaeten (16 Sp.)	46	19	110	44	119	46
Peloscolex	328	248	370	569	845	1199
Crustaceen (2 Sp.)	-	-	-	5	5	2
Artendichte	7	10	18	21	14	18
Individuendichte	477	402	855	977	1600	2056

handelt es sich also eher um einen Carcinus-Einsperrungsversuch.

Zwar standen diese Käfige über sechs Monate im Muddwatt und hätten einen sehr hohen Anstieg der Siedlungs- und Artendichten zeigen müssen, die jungen Strandkrabben, die in den Käfigen heranwuchsen, dezimierten jedoch die Besiedlung wieder soweit, daß die Gesamtindividuendichten stets niedriger lagen als in den Käfigen der Juli-September-Serie.

In den Käfigen mit 2 , 1 und 0,5 mm Maschenweite gelang es noch der Juli-Kohorte von Cardium edule zu großen Individuen (10-20 mm lang) heranzuwachsen. Diese Muscheln waren schon zu groß, um von den eingeschlossenen Strandkrabben aufgeknackt zu werden.

Tharyx marioni, Heteromastus filiformis und Peloscolex benedeni wurden nur begrenzt von den Strandkrabben erbeutet. Die Spioniden mit Ausnahme von Malacoceros fuliginosus fielen den Strandkrabben dagegen leicht zum Opfer.

Die Strandkrabben hatten nicht nur bei den Herzmuscheln einen Einfluß auf die Größenverteilung sondern auch bei den Anneliden.

Tabelle 28 : Längenklassen von Tharyx marioni in einem Käfig ohne Carcinus und einem mit Carcinus

Tharyx marioni Länge in mm	Käfig von Juli-Sept. ohne Carcinus	Käfig von April-Okt. mit Carcinus
<5	40,0	17,1
5 - 10	35,5	18,6
>10	24,5	64,3
Individuen vermessen:	2129	392

Als Beispiel sind in Tabelle 28 die prozentualen Größenklassenverteilungen für Tharyx marioni in zwei Käfigen mit 1 mm Maschenweite angegeben. Der Käfig, der im Muddwatt nur von Juli bis September stand, enthielt bei der abschließenden Untersuchung

Sedimentoberfläche unter dem Aussperrungskäfig von April bis September 1975 (Maschenweite 5 mm) und auf der Kontrollfläche (redhte Bildhälfte). Arenicola marina bestimmt das Besiedlungsbild im Käfig.

Sedimentoberfläche unter dem Aussperrungskäfig von Juli bis September 1975 (Maschenweite 2 mm) und auf der Kontrollfläche (rechte Bildhälfte). Die genarbte Oberfläche im Käfig wird von einer dichten Herzmuschelsiedlung hervorgerufen.

keine Strandkrabben mehr, im August waren allerdings noch einige vorhanden. Der andere Käfig stand im Muddwatt von April bis Oktober und enthielt auch bei der abschließenden Untersuchung noch junge Strandkrabben.

Da die kürzeren Individuen von Tharyx marioni dichter unter der Sedimentoberfläche siedeln und deshalb leichter von den Strandkrabben erbeutet werden, beträgt der Anteil der Würmer, kürzer als 10 mm, im ersten Käfig 75,5% , im zweiten dagegen nur 35,7% .

2. Sandwatt

a. Käfige mit 1 mm Maschenweite

Im weiten Sandwatt mit Arenicola marina als Aspektbildner stellte ich Mitte April 1975 zwei Gazekäfige mit 1 mm Maschenweite auf. Die Besiedlungen vom 21.Juli auf der Kontrollfläche und in einem der Käfige sind in Tabelle 29 gegenübergestellt.

Zu dieser Zeit befanden sich schon zahlreiche junge Strandkrabben (Brutfall vom 2.7.) im Käfig. Die Besiedlung ist daher nicht mehr nur das Ergebnis der Aussperrung temporärer Räuber, sondern sie ist auch drei Wochen lang der Dezimierung durch junge Strandkrabben ausgesetzt gewesen.

Dennoch sind fast alle Arten der Endofauna bedeutend zahlreicher als auf der Kontrollfläche. Die jungen Herzmuscheln haben im Schnitt eine Länge von 4 mm erreicht und sind mit dieser Größe schon außerhalb des Beutespektrums der im Käfig vorhandenen jungen Strandkrabben (Carapaxbreiten 5-8 mm).

Cardium edule auf 100 cm^2 in dem Käfig von April bis Oktober und auf der Kontrollfläche (rechts).

Tabelle 29 : Gazekäfig mit 1 mm-Maschen im Arenicola-Sandwatt vom 18.4. - 21.7.1975

Individuen pro 400 cm^2

Sandwattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia	21	30
Muscheljunggut:		
Cardium	8	747
übrige (3 Sp.)	6	25
Muscheln (adult) (4 Sp.)	3	1
Pygospio	183	764
Spio	15	21
Tharyx	8	15
Microphthalmus	3	27
Capitella	4	16
Scoloplos < 1,0 mm breit	115	113
≥ 1,0 mm breit	3	8
übrige Polychaeten (9 Sp.)	20	27
Peloscolex	22	35
Amphipoden (2 Sp.)	5	2
Carcinus (juv.)	1	26
Artendichte	21	22
Individuendichte	417	1827

Die Endofauna des zweiten Käfigs untersuchte ich am 14.Oktober (Tabelle 30). Die Besiedlung stand stark unter dem Einfluß der Dezimierung durch die eingeschlossenen Strandkrabben. Die Herzmuscheln, im Juli schon 4 mm lang, konnten aber ihren Wachstumsvorsprung gegenüber den Strandkrabben weiter ausbauen. Im Oktober befand sich im Käfig ein dichtes Pflaster durchschnittlich 19 mm langer Muscheln, die damit eine Größe erreicht hatten, die sogar schon außerhalb des Beutespektrums mehrjähriger Strandkrabben liegt.

Tabelle 30 : Gazekäfig mit 1 mm-Maschen im Arenicola-Sandwatt vom 18.4. - 14.10.1975
Individuen pro 400 cm^2

Sandwattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Gastropoda (2 Sp.)	-	2
Muscheljunggut:		
Cardium < 2 mm lang	123	30
>15 mm lang	-	160
übrige	8	7
Muscheln (adult) (2 Sp.)	2	2
Pygospio	189	-
Spio	161	-
Polydora	15	-
Tharyx	14	26
Capitella	38	7
Scoloplos	18	1
übrige Polychaeten (6 Sp.)	12	8
Peloscolex	29	36
Crustaceen (2 Sp.)	4	2
Artendichte	16	13
Individuendichte	613	281

Ein Brutfall junger Herzmuscheln vom September konnte sich dagegen nicht im Käfig etablieren. Die Siedlungsdichte auf der Kontrollfläche war deutlich höher. Tharyx marioni ist die einzige Polychaetenart, die sich trotz der Strandkrabben im Käfig in höherer Anzahl halten konnte. Welche Rolle bei der Dezimierung der übrigen Polychaeten dem Platzanspruch der dichten Herzmuschelsiedlung zukommt, ist nicht zu sagen.

Tabelle 31 : Käfig mit 20 mm-Maschen im Odde-Watt vom 30.3. - 29.10.1974

Individuen pro 900 cm^2

Sandwattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Littorina	-	4
Hydrobia	29	12
Retusa	2	-
Muscheljunggut:		
Cardium < 3 mm lang	237	109
Abra	52	21
übrige (5 Sp.)	29	23
Cardium >20 mm lang	9	12
übrige Muscheln (2 Sp.)	2	2
Pygospio	94	57
Tharyx	494	578
Microphthalums	26	20
Capitella	36	56
Heteromastus	35	32
Scoloplos	24	23
Eteone	22	5
Polydora	1	8
Malacoceros	6	15
Anaitides	3	11
übrige Polychaeten	9	11
Peloscolex	641	590
Nemertinen	1	1
Crustaceen (3 Sp.)	10	6
Artendichte/400 cm^2	21	26
Individuendichte	1762	1596

b. Käfig mit 20 mm Maschenweite

Von März bis Oktober 1974 stand ein Käfig mit 25 cm^2 Grundfläche, bespannt mit Nylonnetz (20 mm Maschenweite), im Sandwatt östlich von Uthörn (Oddewatt).

Peloscolex benedeni und Tharyx marioni waren hier die häufigsten Arten der Endofauna. Gewichtsdominant waren Cardium edule mit einer Population von vierjährigen Muscheln und der Wattwurm Arenicola marina.

Die Besiedlungsdichte vierjähriger Herzmuscheln sank in der Zeit von April bis Oktober 1974 von 154 auf 95 Individuen pro m^2. Eine erwartete Differenz zwischen Käfig und Kontrolle stellte sich dabei nicht ein. Der Käfig stellte kaum einen Schutz vor größeren Räubern dar (Tabelle 31).

Uneinheitlich war die Verteilung der Anneliden. Kleine Formen, die von Juli bis Oktober auf dem Kontrollfeld eine Abnahme ihrer Siedlungsdichten erfuhren, wurden von den Käfigbedingungen noch stärker betroffen (Tabelle 32). Dies ist vor allem der Fall bei Pygospio elegans und Eteone longa. Tharyx marioni und Peloscolex benedeni hingegen zeigten im Juli und Oktober im Kontrollfeld wie auch im Käfig gleiche Siedlungsdichten.

Ein weiterer Versuch im Sommer 1975 ergab, daß die Abnahme der fünfjährigen Herzmuschelpopulation dieses Wattgebiets eine spezifische Eigenschaft dieser Siedlung war und nicht eine Alterserscheinung der Herzmuschelindividuen.

Tabelle 32 : Abundanzänderungen bei Anneliden im Oddewatt, Kontrollfläche und Käfig 1974
Individuen pro 900 cm^2

Besiedlung:		gleich		ungleich	
Zeit	Fläche	Tharyx	Peloscolex	Eteone	Pygospio
Juli	Kontrolle	504	704	50	182
Okt.	Kontrolle	494	641	22	94
Okt.	Käfig	578	590	5	57

Am 23.Mai entnahm ich jeweils 25 Muscheln dieser Population und setzte sie im inneren Königshafen im Seegras-, Sand- und Muddwatt auf 2500 cm^2 -Flächen aus. Am 1.September zählte ich die Überlebenden sowohl in der Ausgangspopulation als auch bei den Deportierten.

Der Tabelle 33 ist zu entnehmen, daß bei den Deportierten kaum ein Verlust auftrat, während die Siedlungsdichte im Oddewatt von 71 auf 50 pro m^2 zurückging. Gemessen an den physiographischen Bedingungen hätte die Abnahme im Sandwatt des inneren Königshafens und im Oddewatt gleich sein müssen. Der Verlust im Oddewatt kann also nur mit der Größe der Gesamtpopulation in Zusammenhang stehen. Räuber, z.B. Gruppen von Austernfischern, können solchen siedlungsabhängigen Verlust bedingen.

Tabelle 33 : Überlebensraten bei fünfjährigen Herzmuscheln in der Ausgangspopulation und bei deportierten Individuen

Angaben in Herzmuscheln pro 2500 cm^2

Wattgebiet	23.5.	1.9.	% Überlebende
Oddewatt (Ausgangspopulation)	17,8	12,5	70
Seegraswatt	25	23	92
Sandwatt	25	25	100
Muddwatt	25	23	92

3. Seegraswatt

a. Käfige mit 1 mm Maschenweite

Zwei kleine Gazekäfige, Grundfläche je 625 cm^2, standen im Seegraswatt vom 31.8. bis zum 16.12.1974. Im folgenden Jahr habe ich, wie auch in den übrigen Wattgebieten, von März bis Juni, von März bis September und von Juni bis September 1975 Gazekäfige mit Grundflächen von je 2500 cm^2 aufgestellt.

Aussperrungskäfige im Seegraswatt

Die Käfige vermochten das Besiedlungsbild nicht wesentlich zu verändern (Tabellen 34, 35, 36). Die Arten- und Individuendichten der Endofauna sind kaum verändert worden. Schutzeffekte traten zwar bei einzelnen Arten (z.B. Cardium edule, Littorina jugosa und L.littorea, Anaitides mucosa, Nemertinen) auf, andere waren dagegen im Käfig oft spärlicher (kleine Polychaeten).

Tabelle 34 : Gazekäfig mit 1 mm-Maschen im Seegraswatt vom 31.8. bis 16.12.1974
Individuen pro 400 cm^2

Seegraswattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia	1259	806
Littorina (2 Sp.)	11	10
Muscheljunggut (4 Sp.)	9	16
Pygospio	424	356
Malacoceros	46	48
Fabricia	548	764
Capitella	164	104
Scoloplos < 30 mm lang	4	22
> 30 mm lang	16	17
Anaitides	11	35
übrige Polychaeten (4 Sp.)	9	10
Peloscolex	196	186
Nemertinen (2 Sp.)	7	3
Crustaceen (2 Sp.)	3	1
Sagartiogeton	3	-
Artendichte	21	20
Individuendichte	2710	2378
" ohne Hydrobia	1451	1572

Tabelle 35 : Gazekäfig mit 1 mm-Maschen im Seegraswatt von März bis Juni 1975
Individuen pro 400 cm^2

Seegraswattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia	487	1361
Littorina jugosa	83	264
Littorina littorea	3	5
Opisthobranchia (2 Sp.)	2	-
Macoma-Junggut	64	12
übrige Bivalvia (4 Sp.)	3	6
Pygospio	404	443
Fabricia	133	252
Capitella	216	152
Scoloplos	477	313
übrige Polychaeten (12 Sp.)	51	61
Peloscolex	109	61
Nemertinen (3 Sp.)	15	17
Gammarus	1	1
Artendichte	28	25
Individuendichte	2035	2955
" ohne Hydrobia	1548	1594

Tabelle 36 : Gazekäfige mit 1 mm-Maschen im Seegraswatt von März bis September und von Juni bis September 1975
Individuen pro 400 cm^2

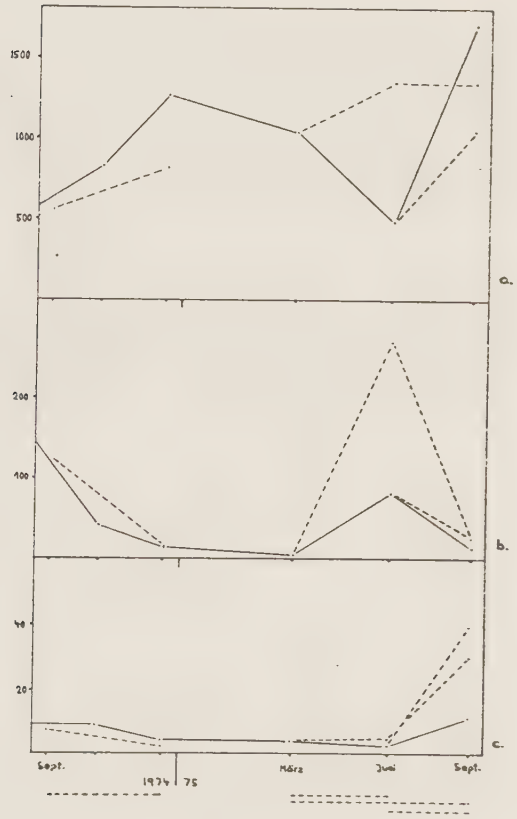
Seegraswattbesiedlung	Kontrolle	Käfig März-Sept.	Käfig Juni-Sept.
Hydrobia	1700	1338	1123
Littorina jugosa	9	74	23
Littorina littorea	12	30	39
übrige Gastropoda (2 Sp.)	1	-	-
Cardium	4	36	21
übrige Bivalvia (3 Sp.)	8	15	7
Pygospio	273	262	297
Polydora	111	22	30
Malacoceros <15 mm lang	103	104	95
>15 mm lang	6	12	23
Scoloplos	18	17	12
Capitella	271	236	146
Anaitides	3	4	6
übrige Polychaeten (12 Sp.)	25	18	20
Peloscolex	129	182	121
Nemertinen (2 Sp.)	2	4	8
Crustaceen (3 Sp.)	6	2	2
Sagartiogeton	-	1	1
Artendichte	26	23	24
Individuendichte	2681	2349	1943
" ohne Hydrobia	981	1011	820

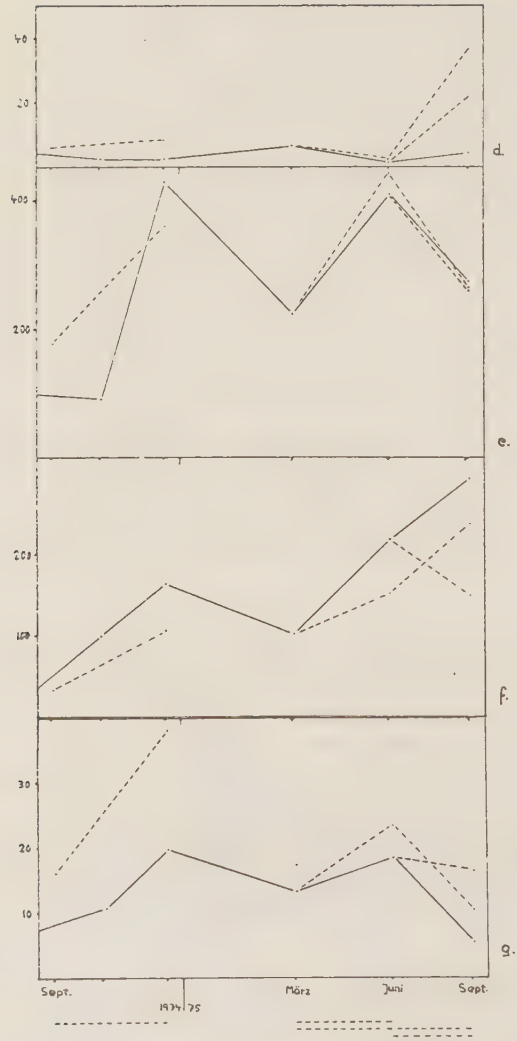
Die Abundanzunterschiede zwischen Kontrollfeld und Käfigen bei Hydrobia ulvae erscheinen auf den ersten Blick regellos (Abb.30a). Das ist jedoch nicht der Fall. Junggut von Hydrobia ulvae schlüpft von Anfang Mai bis Anfang Juli in großer Zahl aus den Kokons. Diese Jugendstadien verlassen zunächst das Seegraswatt und verteilen sich über alle Wattflächen, überwiegend unterhalb des mittleren Gezeitenbereichs. Diese Wanderungen erfolgen driftend am Oberflächenhäutchen des Wassers während der Überflutung. Der Käfig vom März-Juni behinderte das Driften, daher war darin eine hohe Besiedlungsdichte der frisch geschlüpften Hydrobien. Der Käfig vom März-September hielt diese Siedlungsdichte. Die Käfige, die erst Mitte bzw. Ende August eingesetzt wurden, behinderten das Zurückdriften zur Seegraszone, daher die niedrigen Abundanzen in diesen Käfigen.

Ob in diesem Zusammenhang auch der Aussperrung des Feinddrucks eine Rolle zukommt, ist nicht zu erkennen. Zusammen mit den Käfigversuchen im Muddwatt gelang es so aber, diese bemerkenswerten Wanderungen der jungen Hydrobien erstmalig nachzuweisen.

Junggut von Littorina jugosa tritt im Seegraswatt von März bis Juni auf, von Littorina littorea erst von Juni bis Juli. Diese Tatsache spiegelte sich in den Käfigversuchen wieder (Abb.30b, c). Die heranwachsenden Schnecken können die Maschen der Käfige nicht mehr passieren und sind in ihnen also nicht nur vor Feinddruck geschützt, sondern auch eingefangen. Littorina jugosa nahm von Juni bis September sowohl in den Käfigen als auch auf der Kontrollfläche deutlich in der Anzahl ab. Die Ursache dieser Abnahme ist nicht bekannt.

Abb.30 Siedlungsdichten der Fauna im Seegraswatt auf der Kontrollfläche und im Schutz der Gazekäfige
Individuen pro 400 cm^2





——— Besiedlung auf der Kontrollfläche

----- Besiedlung in den Gazekäfigen

a. Hydrobia ulvae
b. Littorina jugosa
c. Littorina littorea
d. Cardium edule
e. Pygospio elegans
f. Capitella capitata
g. Räuber der Endofauna (Anaitides, Lineus, Amphiporus u.a.)

Junggut von Cardium edule erschien 1975 im Seegraswatt nur Anfang Juli. Die Gazekäfige stellten einen wirksamen Schutz für die heranwachsenden Herzmuscheln dar (Abb.30 d). Junggut von Macoma baltica wurde im Käfig (März bis Juni 1975) indessen beträchtlich dezimiert.

Kleine Formen der Polychaeten zeigten entweder keine Unterschiede zwischen Kontrollfeld- und Käfigbesiedlung oder waren sogar im Käfig etwas spärlicher (Abb.30 e,f). Der Röhrenbewohner Pygospio zeigte stets in Kontrolle und Käfig die gleichen Abundanzschwankungen. Capitella blieb mit der Siedlungsdichte in den Käfigen immer etwas niedriger als auf der Kontrollfläche.

Räuberische Polychaeten und Nemertinen waren in den Käfigen signifikant häufiger, mit Ausnahme des Käfigs vom März-Juni 1975 (Abb.30 g). Unter den Polychaeten nahm besonders Anaitides mucosa in seiner Siedlungsdichte zu, bei den Nemertinen waren es Lineus viridis und Amphiporus lactifloreus.

In diesem Anstieg der Siedlungsdichten räuberischer Arten der Endofauna in den Käfigen kann die Ursache für die geringen Abundanzunterschiede von Kontrolle zu Käfigen bei der übrigen Endofauna gesehen werden. Der Schutzeffekt vor temporären räuberischen Arten, wie junge Strandkrabben, Garnelen und Grundeln, die auch im Seegraswatt von Juli bis September sehr zahlreich sind, wurde durch die Räuber der Endofauna wieder zunichte gemacht.

b. Käfige mit 20 mm Maschenweite

Von März bis Oktober 1974 und von März bis September 1975 standen im Seegraswatt große Käfige (25 und 9 m^2 Grundfläche) mit einer Maschenweite von 20 mm. Auftretende Unterschiede in der Besiedlung zwischen Kontrollflächen und Käfigen waren in beiden Jahren ähnlich (Tabellen 37 und 38).

Für die größeren Muscheln stellten die Käfige einen signifikanten Schutz dar. Macoma baltica hatte unter den Käfigen bessere Überlebenschancen, sobald die Muscheln eine Länge von 6 mm und mehr erreicht hatten (Abb.31).

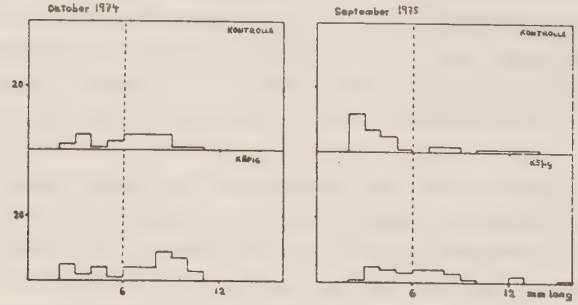


Abb.31 Größenklassenverteilungen für Macoma baltica, Seegraswatt auf der Kontrollfläche und im Schutz der Käfige bespannt mit Nylonnetz

Individuen pro 1500 cm^2

Tabelle 37 : Käfig mit 20 mm-Maschen im Seegraswatt vom 31.3. bis 16.10.1974

Individuen pro 1500 cm^2

Seegraswattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia	3986	1776
Littorina littorea	35	54
Littorina jugosa	159	212
Macoma < 6 mm lang	11	12
≥6 mm lang	17	27
Mytilus < 12 mm lang	4	14
Mya	1	5
Cardium	6	5
Pygospio	324	183
Malacoceros	86	80
Polydora	21	19
Fabricia	21	-
Capitella	366	324
Scoloplos <15 mm lang	66	12
>15 mm lang	85	118
Anaitides	21	32
Lanice	2	8
übrige Polychaeten (5 Sp.)	16	11
Peloscolex	735	429
Nemertinen (2 Sp.)	10	37
Carcinus (juv.)	4	11
übrige Crustaceen (3 Sp.)	19	23
Sagartiogeton	1	26
Artendichte	20	22
Individuendichte	6007	3409
" ohne Hydrobia	2021	1633

Tabelle 38 : Käfig mit 20 mm-Maschen im Seegraswatt vom 6.3. bis 13.9.1975

Individuen pro 1500 cm^2

Seegraswattbesiedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia	6375	4748
Littorina littorea	44	88
Littorina jugosa	34	80
übrige Gastropoden (2 Sp.)	1	1
Cardium < 8 mm lang	5	4
> 8 mm lang	10	24
Macoma < 6 mm lang	26	13
> 6 mm lang	9	15
übrige Bivalvia (2 Sp.)	1	6
Pygospio	1024	551
Polydora	416	83
Malacoceros < 15 mm lang	385	173
> 15 mm lang	22	24
Capitella	1016	855
Scoloplos < 15 mm lang	11	-
> 15 mm lang	56	61
Microphthalmus	38	8
Ampharete	31	28
Anaitides	9	12
übrige Polychaeten (7 Sp.)	27	21
Peloscolex	484	664
Nemertinen (2 Sp.)	7	18
Carcinus (juv.)	19	26
übrige Crustaceen (2 Sp.)	3	1
Sagartiogeton	-	6
Artendichte /400 cm^2	26	26
Individuendichte	9747	7511
" ohne Hydrobia	3372	2763

Junggut von Mytilus edulis heftet sich im Sommer an die Blätter von Zostera nana. Mit zunehmender Größe spinnen sie sich Nester aus Blattstücken, Hydrobien und kleinen Littorinen. Während auf dem Kontrollfeld zum Oktober 1974 fast alle wieder verschwunden waren, konnten sie im Käfig überleben. 1975 würden auch heranwachsende Herzmuscheln vom Käfig geschützt.

Die Littorinen waren in den Käfigen stets zahlreicher, nur für L.jugosa war im Oktober 1974 die Differenz bei p = 0,05 noch nicht signifikant.

Wie auch schon bei den anderen Käfigen mit einer Maschenweite von 20 mm hielten sich junge Strandkrabben bevorzugt in den Käfigen auf. Vermutlich führte das zu den niedrigen Besiedlungsdichten von Hydrobia ulvae, verglichen mit denen auf den Kontrollflächen.

Tabelle 39 : Abundanzen für juvenile und adulte Scoloplos armiger im Seegraswatt 1974 auf der Kontrollfläche und im Käfig mit 20 mm-Maschen

Individuen pro 1500 cm^2

Zeit	Fläche	<15 mm lang	>15 mm lang
April	Kontrolle	-	156
Juli	Kontrolle	335	103
Okt.	Kontrolle	66	85
Okt.	Käfig	12	118

Die Unterschiede zwischen Kontrolle und Käfig sind bei p = 0,05 signifikant.

Kleinere Polychaeten waren in den Käfigen weniger zahlreich (z.B. Pygospio und Polydora) oder zeigten keinen Unterschied (Capitella). Bei Scoloplos armiger hatten die kleinen Individuen der O-Gruppe im Käfig ungünstigere Überlebensbedingungen als die 15 mm langen (Tabelle 39).

Unter den räuberischen Arten waren nicht nur junge Strandkrabben in den Käfigen häufiger sondern auch die Räuber der Endofauna, der Polychaet Anaitides mucosa und die beiden Nemertinen Lineus viridis und Amphiporus lactifloreus. Diese Räuber werden die kleinen Formen in den Käfigen stärker dezimiert haben.

4. Corophium-Zone

a. Käfig mit 1 mm Maschenweite

In der Corophium-Siedlung nahe der HWL setzte ich Gazekäfige mit 1 mm Maschenweite vom 21.4. bis zum 23.7.1975 ein (Tabelle 40). Am 23.7. wurden die Käfige dort zerstört vorgefunden. Der untersuchte Käfig hatte über Nacht schon offen gestanden und zahlreiche Vogelspuren (Sandregenpfeifer) waren auf der Sedimentoberfläche zu erkennen. Zudem waren in diesen Käfig auch schon Anfang Juli zahlreiche junge Strandkrabben eingedrungen und hatten wohl ähnlich wie im Sandwatt die Endofauna dezimiert. Besonders auffällig war die niedrige Besiedlungsdichte von Corophium volutator. Deutlich häufiger unter den Formen der Endofauna waren im Käfig nur große Individuen von Nereis diversicolor.

Tabelle 40 : Gazekäfig mit 1 mm-Maschen in der Corophium-Siedlung vom 21.4. bis 23.7.1975
Individuen pro 400 cm^2

Corophium-Siedlung	Kontrolle	Käfig
Hydrobia	184	219
Littorina	1	-
Macoma-Junggut	59	37
Pygospio	148	104
Polydora	-	2
Fabricia	41	8
Eteone	15	3
Nereis < 1 mm breit	114	136
> 1 mm breit	14	36
Peloscolex	9	10
Tetrastemma	2	1
Corophium	2083	841
Carcinus (juv.)	4	28
Gammarus	-	1
Artendichte	11	12
Individuendichte	2674	1426
" ohne Corophium	591	585

b. Käfige mit 20 mm Maschenweite

In der Corophium-Zone vor dem Südwestufer von Uthörn standen zwei Käfige mit 20 mm Maschenweite von Anfang April bis Anfang November 1974. Ein Käfig blieb, wie auch die bisher besprochenen, ständig geschlossen, während der andere sich an den Seiten zur Überflutung öffnete. Dies geschah durch Schwimmer (an beiden

Seiten zugekorkte PVC-Röhren) am unteren Rand des Nylonnetzes. Der Mechanismus wurde oft durch hängengebliebenen Blasentang gestört, doch dürfte er prinzipiell seinen Zweck erfüllt haben: Vögel konnten während der Ebbe nicht in den Käfig gelangen und für die Dauer der Überflutung war der Weg frei für Bodenfische und größere Strandkrabben. Die Grundfläche beider Käfige betrug je 9 m^2.

Das Besiedlungsbild der Endofauna änderte sich im Jahresgang 1974 an dieser Stelle beträchtlich. Im April wurde es noch von einer dichten Corophium volutator-Siedlung geprägt. Schon im Juli waren fast alle Corophien verschwunden und Peloscolex benedeni und Pygospio elegans erwiesen sich als die individuenreichsten Arten. Bis zum November nahm Peloscolex noch weiter an Besiedlungsdichte zu, die Population von Pygospio fiel wieder etwas zurück und hatte nun die gleiche Dichte wie der häufig gewordene Fabricia sabella. Corophium volutator war im November hier überhaupt nicht mehr zu finden, dafür einige Exemplare von Corophium arenarium.

Gewichtsdominant war Arenicola marina. Im Juli waren es etwa 10 ältere und 90 Jungtiere pro m^2, im November betrug die Siedlungsdichte 65 Wattwürmer pro m^2, überwiegend jüngere Tiere. Das Verschwinden der Corophium volutator-Siedlung im Frühsommer steht im Zusammenhang mit dem Heranwachsen dieser Jungtierpopulation von Arenicola.

Einen deutlichen Schutzeffekt für größere Formen der Endofauna hatte nur der ständig geschlossene Käfig gebracht (Tabelle 41). Da die Käfige nahe der HWL standen, ist es unwahrscheinlich, daß große Bodenfische hier bedeutungsvoll waren. Die Dezimierung der größeren Plattmuscheln auf der

Tabelle 41 : Käfige mit 20 mm-Maschen in der Corophium-Zone vom 2.4. bis 7.11.1974
a) Käfig öffnet sich an der Seite bei Überflutung
b) Käfig bleibt ständig geschlossen
Individuen pro 1000 cm^2

Besiedlung der Corophium-Zone	Kontrolle	a	b
Hydrobia < 2 mm hoch	14	50	40
≥ 2 mm hoch	52	76	51
Retusa	1	2	-
Macoma < 6 mm lang	43	36	68
≥ 6 mm lang	7	6	20
übriges Muscheljunggut (3 Sp.)	8	7	7
Pygospio	150	218	168
Fabricia	156	693	42
Capitella	64	104	115
Scoloplos	30	44	42
Eteone	36	36	40
Arenicola	2	5	10
übrige Polychaeten (3 Sp.)	1	3	2
Peloscolex	3518	3044	2152
Nemertinen (2 Sp.)	2	4	14
Corophien	14	5	1
Carcinus (juv.)	1	-	-
Artendichte/400 cm^2	12	14	15
Individuendichte	4099	4333	2772
" ohne Peloscolex	581	1289	620

Kontrollfläche und in dem sich bei Überflutung öffnenden Käfig ist sicher auf große Strandkrabben zurückzuführen.

Bei Hydrobia ulvae war in beiden Käfigen eine Kohorte von Schnecken, kürzer als 2 mm, bedeutend häufiger als auf dem Kontrollfeld, die Besiedlung durch größere Schnecken war nicht signifikant verschieden.

Ähnliches trat bei Macoma baltica auf, allerdings nur im ständig geschlossenen Käfig. Dort waren Muscheln, kürzer als 2 mm, signifikant häufiger (Abb.32). Im gleichen Käfig waren auch Muscheln, länger als 6 mm, wesentlich zahlreicher als auf den anderen Flächen. Individuen zwischen 2 und 6 mm Länge waren dagegen über alle drei Flächen ziemlich gleichmäßig verteilt.

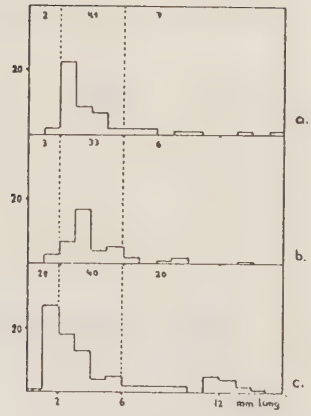


Abb.32

Größenklassenverteilungen für Macoma baltica, Corophium-Zone im November 1974 auf der Kontrollfläche und in den Käfigen, bespannt mit Nylonnetz

Individuen pro 1000 cm^2

a. Kontrollfläche
b. Käfig öffnet sich an den Seiten während der Überflutung
c. ständig geschlossener Käfig

Unter den kleinen Polychaeten zeigte nur Fabriciola baltica drei unterschiedliche Besiedlungen. Am geringsten war die Besiedlungsdichte im geschlossenen Käfig. Gleiches traf auch auf Peloscolex benedeni zu. Arenicola marina war dagegen im geschlossenen Käfig am häufigsten, ebenso die Nemertine Amphiporus lactifloreus.

5. Gegenüberstellung

Muddwatt

Juvenile Strandkrabben, Garnelen und Grundeln üben in den Monaten Juli, August und September einen extrem hohen Feinddruck auf die Muddwattfauna aus. Der Schutz vor diesen Räubern kann die Artendichte um das Vierfache und die Gesamtindividuendichte um das Zehnfache gegenüber der ungeschützten Besiedlung erhöhen. Bei einzelnen Arten steigt die Siedlungsdichte bis um drei Zehnerpotenzen an (z.B. Tharyx). Tiefgrabende Formen wie Heteromastus sind im Schutz der Käfige nicht häufiger.

Beim Heranwachsen größerer Arten wie Arenicola und Cardium tritt in den Käfigen Platzkonkurrenz auf. Unter den Käfigbedingungen scheinen sich Röhrenbewohner und freigrabende Polychaeten gegenseitig zu beeinträchtigen. Gelangen junge Strandkrabben in die Käfige, so vermögen sie den Schutzeffekt fast wieder aufzuheben.

Netze mit Maschenweiten von 20 mm stellen im Muddwatt keinen Schutz vor Feinden dar.

Sandwatt

Im Schutz der Käfige mit 1 mm Maschenweite treten erhebliche Änderungen in der Endofauna auf. Herzmuscheln dominieren die Besiedlung. Käfige mit Maschen von 20 mm Weite haben nur einen geringen Einfluß.

Seegraswatt

Das Besiedlungsbild ändert sich in den engmaschigen Käfigen nur unwesentlich. Die Räuber der Endofauna antworten auf das Fehlen der temporären Arten mit vermehrtem Feinddruck.

Aussperrungen durch Käfige mit 20 mm weiten Maschen schützen vor allem größere Mollusken und Polychaeten. Junge Strandkrabben, Nemertinen und räuberische Polychaeten dezimieren in den Käfigen kleinere Anneliden.

Corophium-Zone

Der Käfig mit 1 mm Maschenweite rief nur einen Anstieg der Besiedlungsdichte von Nereis diversicolor hervor. Die Aussperrung großer räuberischer Arten mit Netz von 20 mm Maschenweite schützte vor allem große Formen der Endofauna. Unter den größeren Räubern bewirken Strandkrabben und nicht die Vögel eine Dezimierung der Plattmuscheln.

E. Diskussion

Im Gegensatz zu bisherigen Ansichten (siehe Einleitung) gibt es auch auf den Wattflächen zahlreiche räuberische Arten. Einerseits wurde ihre Existenz wohl übersehen, weil sie oft in die Kategorie 'omnivor' eingereiht wurden (SANDERS et.al. 1962), andererseits weil sie als oft temporäre Arten selten während der Ebbe beobachtet werden oder gar in Sedimentproben erscheinen.

Die Beutespektren der Strandkrabben, Garnelen und Grundeln sind sehr weit und die Beutewahl ist opportunistisch. So ließ Crangon in einem Versuch im Muddwatt das Muscheljunggut unbehelligt, weil ein Überangebot junger Hydrobien zur Verfügung stand. MURDOCH (1969) bezeichnet dieses Verhalten als 'switching' und weist darauf hin, daß so die Individuendichte in den Beutepopulationen stabilisiert wird. Carcinus erbeutet die tief siedelnden Plattmuscheln erst, wenn keine andere Beute mehr zur Verfügung steht.

An der nordamerikanischen Pazifikküste prägt der Seestern Pisaster ochraceus den Aufwuchs im Felslitoral, indem er die Verteilung der konkurrenzdominanten Miesmuscheln kontrolliert. PAINE (1966) gibt diesem Haupträuber die Bezeichnung 'keystone species', d.h. die Art, die das Beziehungsgefüge der Siedlungsgemeinschaft aufrechterhält. Wird sie entfernt, dann verändert sich das Besiedlungsbild drastisch.

Carcinus maenas und Crangon crangon kommt in den eulitoralen Weichböden eine vergleichbare Rolle zu. Im Gegensatz zu Pisaster ochraceus, der sich auf Mytilus als Beute spezialisiert, sind Strandkrabben und Garnelen opportunistische

Räuber und zudem nicht das ganze Jahr über in der Gezeitenzone. Sie kontrollieren zwar auch die Verteilung der potentiell konkurrenzdominanten Art, Cardium edule, schonen aber auch nicht die übrige Endofauna.

Grober Sand und dichtes Wurzelgeflecht von Zostera nana setzen den Fangerfolg räuberischer Arten der Epifauna herab. Das Versuchsergebnis, nach dem Garnelen junge Herzmuscheln in grobkörnigem Sediment nur schwer erbeuten können, korrespondiert mit dem Hauptvorkommen der Herzmuschelsiedlungen in Sandwattgebieten.

Die Endofauna im Seegraswatt ist besonders arten- und individuenreich. Innerhalb des Bestandes gilt dies speziell für die Flächen mit sehr dichtem Bewuchs. Nur im Seegraswatt erneuert sich eine Herzmuschelpopulation regelmäßig durch erfolgreiche Ansiedlung von Junggut. Nach dem durchgeführten Versuch kann der Raumwiderstand, den das Wurzelwerk dem Fangerfolg der Strandkrabben entgegensetzt, für diese Merkmale der Besiedlung ausschlaggebend sein. Auch wenn Bodenstrukturen und Besiedlung miteinander korrelieren, kann die kausale Ursache der Zusammensetzung der Besiedlung dennoch der Feinddruck sein, die Bodenstruktur aber nur von indirekter Bedeutung.

Das Konzept des Raumwiderstandes wurde von HEYDEMANN (1956) in die Ökologie eingeführt, unter besonderer Berücksichtigung der Mobilität epigäischer Arthropoden. Unter dem Aspekt der Feinddruckminderung erfährt dieser Begriff eine wesentliche Bedeutungserweiterung.

Die Aussperrung räuberischer Arten der Epifauna und des Nektons führte in Muddwatt und Sandwatt einerseits und im

Seegraswatt und in der Corophium-Zone andererseits zu unterschiedlichen Ergebnissen.

Die Schutzeffekte der engmaschigen Aussperrungen im Muddwatt und im Arenicola-Sandwatt sind erstaunlich hoch. Zwar handelte es sich oft um Jungtiere, doch Individuendichten von 15-16 pro cm^2 , so in einem Käfig des Muddwatts, sind einmalig für die Makrofauna. Die höchsten Werte aus dem Königshafen ohne Käfigschutz sind pro cm^2 (Corophium- und Seegraswatt) 6-7. Auf der Kontrollfläche im Muddwatt waren es zur selben Zeit sogar nur zwei Individuen pro cm^2. Noch extremer sind die Unterschiede, wenn der Vergleich auf einzelne Arten bezogen wird. Bei Tharyx marioni betrug das Verhältnis von Kontrollfläche zu Käfig im Oktober 1975 sogar 1 : 710. Andere Arten siedelten im Käfig mit über 50 Individuen pro 100 cm^2 und fehlten auf der Kontrollfläche ganz. Die Artendichte stieg unter dem Käfigschutz bis auf das Vierfache an und erreichte damit schon Werte aus dem Seegraswatt.

Im krassen Gegensatz dazu stehen die Aussperrungseffekte temporärer Räuber im Seegraswatt. Zwar können auch hier signifikante Abundanzsteigerungen für einzelne Arten im Schutz engmaschiger Aussperrungen nachgewiesen werden, doch sind die Änderungen vergleichsweise niedrig. Räuberische Arten der Endofauna bewirken im Schutz der Käfige sogar eine Abundanzminderung bei kleinen Formen.

In den großen Käfigen mit 20 mm-Maschen sind die Verhältnisse umgekehrt. Keine oder nur geringe Schutzeffekte in Mudd- und Sandwatt, deutliche dagegen im Seegraswatt und in der Corophium-Zone. Geschützt wurden überwiegend große Polychaeten und Mollusken. Der Versuch in der Corophium-Zone legt nahe,

daß der Schutz überwiegend in der Aussperrung großer Strandkrabben begründet war. Trifft dies zu, so ist es nicht verwunderlich, daß die entsprechenden Käfige in Mudd- und Sandwatt keine Schutzeffekte zeigten. In beiden Flächen fehlt es an Beuteobjekten für diese großen Strandkrabben.

In den engmaschigen Käfigen des Muddwattgebietes konnten sich Arten in dichten Siedlungen etablieren, die sonst in diesem Sediment spärlich sind oder fehlen. Würde der Feinddruck temporärer Räuber im Muddwatt ausfallen, so entstünde eine völlig andere Siedlungsgemeinschaft, der sogar Arten, die sonst nur im Sublitoral vorkommen, angehören würden.

Die Populationsstrukturen von Cardium edule sind im Königshafen ebenfalls stark vom Feinddruck geprägt. Obwohl Junggut zu allen Jahreszeiten und auf allen Wattflächen zu finden ist, befanden sich 1975 nur fünfjährige Herzmuschelsiedlungen im Gebiet. Im Schutz der Käfige wuchsen jedoch im Mudd- und Sandwatt dichte Siedlungen heran. Würde der Feinddruck entfallen, wäre der gesamte untere Gezeitenbereich mit einem 'Herzmuschelpflaster' ausgelegt.

Diese Beschreibung erinnert an australische Bestände von Eucalyptus regnans. EVANS (1976) berichtet, daß diese großen Bäume in einem Bestand alle gleichaltrig sind. Die Mortalität der ständig und zahlreich produzierten Samen und Keimlinge beträgt 100 %, bedingt durch Ameisen, Pilze, Konkurrenz und andere Widrigkeiten. Nur nach natürlich auftretenden Bränden hat Eucalyptus regnans eine Chance, diesen Faktoren zu entkommen und ein neuer gleichaltriger Bestand kann heranwachsen.

Werden die Ameisen, Pilze etc. durch Strandkrabben, Garnelen und Grundeln ersetzt, das Feuer durch einen strengen Winter, so ergibt sich das derzeitige Populationsbild von Cardium edule im Königshafen. Der letzte strenge Winter herrschte 1969/70. Auch THAMDRUP (1935), SMIDT (1944) und BOYDEN (1972) beobachteten erfolgreiche Massenansiedlungen nach strengen Wintern.

Experimentelle Eliminierungen räuberischer Arten im Watt sind bisher noch nicht durchgeführt worden. Bei Aussperrungsversuchen im felsigen Litoral war in der Regel bei Abwesenheit wichtiger Räuber eine gesteigerte Konkurrenz im Siedlungsraum zu beobachten, die oft in der Dominanz weniger Arten gipfelte (CONNELL 1973, DAYTON 1971, PAINE 1966, 74).

Daraus folgt aber nicht, daß die Räuber die Koexistenz von zahlreichen Arten begünstigen. Die experimentelle Eliminierung der Räuber bedeutet eine Störung in dem System wechselseitiger Anpassungen (GOODMAN 1975) und es ist bekannt, daß solche Störungen zu lokaler Minderung in Artenzahl oder Diversität führen, wie z.B. auch Verschmutzung oder Einbürgerung fremder Räuber.

Bei den geschilderten Aussperrungsversuchen fanden indessen keine oder nur geringe Zunahmen in der Diversität statt, wenn die temporären Räuber für drei bzw. sechs Monate ausgeschaltet wurden. Dieses ist ein Zeichen dafür, daß in den eulitoralen Weichböden, im Vergleich zum Felslitoral, Platz- oder Nahrungskonkurrenz wenig Bedeutung hat. Die sehr dichten Siedlungen von Arenicola marina in den Aussperrungskäfigen im Muddwatt und von Cardium edule auch im Sandwatt führen allerdings zu niedrigerer Diversität, bezogen auf die Biomassenverteilung.

Die extremen Änderungen der Fauna im Schutz der engmaschigen Käfige in Mudd- und Sandwatt deuten auf Siedlungsgemeinschaften hin, die stark vom Feinddruck temporärer Arten bestimmt werden. Die strukturellen Kennzeichen stufen diese beiden Siedlungen als vergleichsweise instabil ein. Feinddruck temporärer, opportunistischer Arten ist also ein destabilisierendes Element für die Siedlungsgemeinschaften. Dies ist wohl vor allem auf die wechselnde Intensität des Feinddrucks im Jahresgang zurückzuführen. Carcinus, Crangon und Pomatoschistus sind von Juli bis September besonders zahlreich und fehlen von Oktober bis Mai.

Im Gegensatz dazu stehen das Seegraswatt und die Corophium-Siedlung. Der Einfluß temporärer Räuber ist gering und im wesentlichen auf die größeren Individuen gerichtet, nicht aber auf das Junggut. Größer ist die Bedeutung des Feinddrucks der Räuber der Endofauna. Die Intensität dieses Feinddrucks bleibt im Jahresgang gleich. Beide Siedlungsgemeinschaften werden durch die strukturellen Kennzeichen als stabil ausgewiesen.

Die Aussperrungsexperimente belegen, daß sich der Feinddruck temporärer Räuber im unteren Gezeitenbereich am stärksten auswirkt. Räuber der Endofauna sind dagegen im oberen Gezeitenbereich wirksamer. Daraus ergeben sich stärker wechselnde Lebensbedingungen im unteren Bereich als im oberen. Als Konsequenz sind die Siedlungsgemeinschaften im Muddwatt und im Arenicola-Sandwatt instabil, das höher gelegene Seegraswatt und die Corophium-Siedlung verhältnismäßig stabil.

Die Hypothese von SANDERS (1968), nach der die Siedlungsgemeinschaften der Weichböden des Gezeitenbereichs im

Gegensatz zu denen tieferer Zonen 'physically controlled' sind, muß eingeschränkt werden. Biotische Wechselbeziehungen, insbesondere der Feinddruck, bestimmen entscheidend das Besiedlungsbild.

F. Zusammenfassung

Im Königshafen, einem Wattgebiet am Nordende der Insel Sylt, wurde der Einfluß räuberischer Arten auf vier Siedlungsgemeinschaften der Weichboden-Makrofauna experimentell untersucht.

1. Nahe der Hochwasserlinie befinden sich tafelartig erhöhte Flächen, die von einer Corophium-Siedlung gebildet werden. Seewärts schließt sich ein dichter Seegrasbestand mit Zostera nana als Aspektbildner an. Ein ausgedehntes Gebiet wird von einem dicht mit Arenicola marina besiedelten Sandwatt eingenommen. Vor der Niedrigwasserlinie liegen im Schutz der Miesmuschelbänke kleinere Muddwattflächen. Die Siedlungsgemeinschaften dieser vier Wattgebiete werden in ihrer Physiognomie beschrieben und die Struktur wird durch Artenkonstanz, Artenarealkurven, mittlere Artendichten, Dominanzgefüge und Diversität gekennzeichnet. Die artenarme Corophium-Siedlung und die artenreiche Besiedlung im Seegraswatt weisen sich als stabil aus, die Siedlungsgemeinschaften mittlerer Artenzahl im Muddwatt und im Arenicola-Sandwatt als vergleichsweise instabil.

2. In dem untersuchten Wattgebiet sind Arten mit räuberischer Ernährungsweise zahlreich vertreten. Über Nahrungswahlversuche werden die Beutespektren der wichtigsten Räuber beschrieben (Carcinus maenas, Crangon crangon, Pomatoschistus microps, Nephtys hombergi, Anaitides mucosa, Lineus viridis, Amphiporus lactifloreus). Den weiten Beutespektren der temporären Räuber stehen relativ enge Spektren räuberischer Arten der Endofauna gegenüber.

3. Der Fangerfolg von Carcinus maenas und Crangon crangon ist abhängig von der Beschaffenheit der Bodenstruktur. Grobkörniges Sediment und dichtes Wurzelgeflecht vermögen dem Feinddruck einen Raumwiderstand entgegenzusetzen und beeinflussen dadurch indirekt das Besiedlungsbild.

4. Räuber der temporären Wattfauna wurden durch Käfige, bespannt mit Gaze, Siebdraht und Nylonnetz verschiedener Maschenweiten, von kleineren Wattflächen für die Dauer von drei und sechs Monaten ausgesperrt. Die engmaschigen Käfige schützen vor allem vor juvenilen Carcinus maenas, Crangon crangon und Pomatoschistus microps. Die Schutzeffekte dieser Käfige sind im Mudd- und Sandwatt außerordentlich hoch. Gegenüber den Kontrollflächen kann die Artendichte viermal, die Gesamtindividuendichte bis zu zehnmal höher liegen. In den Muddwattkäfigen etablieren sich Arten in dichten Siedlungen, die sonst in diesem Sediment nur spärlich vertreten sind oder fehlen.

Im Seegraswatt bewirken die Aussperrungen temporärer Räuber vergleichsweise geringe Änderungen. Käfige, die nur vor großen Strandkrabben, Bodenfischen und Vögeln Schutz bieten, führen im Seegraswatt und in der Corophium-Zone bei den großen Formen der Endofauna zu höheren

Überlebensraten.

Die instabilen Siedlungsgemeinschaften im unteren Gezeitenbereich (Muddwatt und Arenicola-Sandwatt) werden vom Feinddruck temporärer Räuber am stärksten betroffen. In den höher gelegenen stabileren Siedlungen des Seegraswatts und der Corophium-Zone kommen die Räuber der Endofauna stärker zur Geltung.

G. Literatur

BAGGE, P., R.LEMMETYINEN, T.RAITIS : Spring Food of some Diving Waterfowl in the Southwestern Finnish Archipelago. Oikos Supplementum 15, 146-150 (1973).

BALOGH, J.: Lebensgemeinschaften der Landtiere. Akademie-Verlag, Berlin (1958).

BARTSCH, J.: Zur Nahrungsaufnahme von Tetrastemma melanocephalum (Nemertini). Helgol.wiss.Meeresunters.25, 326-331 (1973).

BENGSTON, S-A & B.SVENSSON : Feeding Habits of Calidris alpina L. and C.minuta LEISL. in Relation to the Distribution of Marine Shore Invertebrates. Oikos 19, 152-157 (1968).

BOYDEN, C.R.: Relationship of Size to Age in the Cockles Cerastoderma edule and C.glaucum from the River Crouch Estuary, Essex. J.Conch.27, 475-489.(1972).

BROWN, R.A. & R.J. O'CONNOR : Some Observations on the Relationships between Oyster Catchers Haematopus ostralegus L. and Cockles Cardium edule in Stragford Lough. Irish Naturalist's Journal 18, 73-80.

CANTELL, C-E.: Anatomy, Taxonomy, and Biology of some Scandinavian Heteronemertines of the Genera Lineus, Micrura, and Cerebratulus. Sarsia 58, 89-122 (1975).

CLARK, R.B.: Observations on the Food of Nephtys. Limnol. Oceanogr.7, 380-385 (1962).

CONNELL, J.H.: Effects of Competition, Predation by Thais lapillus and other Factors on Natural Populations of the Barnacle Balanus balanoides. Ecol.Monogr.31, 61-104 (1961).

-: Community Interactions on Marine Rocky Intertidal Shores. Ann.Rev.Ecol. & Systematics 3, 47-57 (1973).

CREUTZBERG, F. & M.FONDS : The Seasonal Variation in the Distribution of some Demersal Fish in the Dutch Wadden Sea. Thal.Jugosl.7, 13-23 (1971).

DAHM, E.: Untersuchungen zum Nahrungserwerb von Crangon crangon. Diss.Univ.Hamburg (1974).

DAVIDSON, P.E.: The Oystercatcher as a Predator of Commercial Shellfisheries. Ibis 109, 473-474 (1967).

DAYTON, P.K.: Competition, Disturbence, and Community Organisation: The Provision and Subsequent Utilisation of Space in a Rocky Intertidal Community. Ecol.Monogr. 41, 351-389 (1971).

DÖRJES, J.: Das Watt als Lebensraum. in: Das Watt. ed.: H.R.REINECK. Frankfurt 1970.

DRINNAN, R.E.: The Winterfeeding of the Oystercatcher (Haematopus ostralegus) on the Edible Cockle (Cardium edule). J.Anim.Ecol.26, 441-469 (1957).

EDMUNDS, M., G.W.POTTS, R.C.SWINFEN, V.L.WATERS : The Feeding Preferences of Aeolidia papillosa (L.) (Moll., Nudibr.). J.Mar.Biol.Ass.U.K.54, 939-947 (1974).

EDWARDS, R.L., J.H.STEELE : The Ecology of O-Group Plaice and Common Dabs at Loch Ewe I. Population and Food. J.Exp.Mar. Biol.Ecol.2, 215-238 (1968).

-, -, A.TREVALLION : The Ecology of O-Group Plaice and Common Dabs in Loch Ewe. III.Prey-Predator Experiments with Plaice. J.Exp.Mar.Biol.Ecol.4, 156-173 (1970).

EHLERT, W.: Zur Ökologie und Biologie der Ernährung einiger Limikolen-Arten. J.Ornithol.105, 1-53 (1964).

ELLENBERG, H.: Ökosystemforschung. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1973.

ELTRINGHAM, S.K.: Life in Mud and Sand. Crane, Russak & Company, Inc., New York 1971.

EVANS, G.C.: A Sack of Uncut Diamonds: The Study of Ecosystems and the Future Resources of Mankind. J.Anim. Ecol.45, 1-39 (1976).

FARROW, E.G.: On the Ecology and Sedimentation of the Cardium Shellsands and Transgressive Shellbanks of Traigh Mhor, Island of Barra, Outer Hebrides. Royal Soc. Edinb.69, 203-230 (1974).

GERLACH, S.A. & M.SCHRAGE : Freilebende Nematoden als Nahrung der Sandgarnele Crangon crangon. Oecologia 2, 362-375 (1969).

GESSNER, F.: Meer und Strand. VEB Berlin 1957.

GOODMAN, D.: The Theory of Diversity-Stability Relationships in Ecology. Quart.Rev.Biol.50, 237-266 (1975).

GOSS-CUSTARD, J.D.: The Responses of Redshank (Tringa totanus (L.)) to Spatial Variations in the Density of their Prey. J.Anim.Ecol.39, 91-113 (1970).

GRAY, J.S.: The Attractive Factor of Intertidal Sands to Protodrilus symbioticus. J.Mar.Biol.Ass.U.K.46, 627-645 (1966).

HARTMANN-SCHRÖDER, B.: Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. in: Die Tierwelt Deutschlands, DAHL, F. u.a. VEB Gustav Fischer Verlag Jena 1971.

HARTWIG, E.: Ein Beitrag zur Nahrungsökologie der Lachmöwe (Larus ridibundus) auf der Nordseeinsel Sylt. Die Vogelwelt 92, 181-184 (1971).

- & M.SÖHL : Zur Nahrung der Silbermöwe (Larus argentatus) auf der Nordseeinsel Sylt. Zool.Anz.194, 350-360 (1975).

HEIP, C. & P.ENGELS : Comparing Species Diversity and Evenness Indices. J.Mar.Biol.Ass.U.K.51, 559-563 (1974).

HEMPEL, C.: Zur Ökologie einiger Spioniden (Polychaeta Sedentaria) der deutschen Küsten. Kieler Meeresforsch. 13, 175-288 (1957).

HESTHAGEN, I.H.: The Winter Food of the Gobies from one of the Deeper Channels of the Belt Sea, with particular Reference to the Sand Goby, Pomatoschistus minutus (Pallas). Kieler Meereeforsch.27, 28-35 (1971).

HEYDEMANN, B.: Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. Verh.Dt.Zool.Ges.Hamburg, 332-347 (1956).

HICKEL, W.: The Mesozooplankton in the Wadden Sea of Sylt (North Sea). Helg.Wiss.Meeresunters.27, 254-262 (1975).

JAECKEL, S.G.A.: Zur Verbreitung und Lebensweise der Opisthobranchier in der Nordsee. Kieler Meeresforsch.8, 249-259 (1951).

JENKINS, D., M.G.MURRAY & P.HALL: Structure and Regulation of a Shelduck (Tadorna tadorna (L.)) Population. J.Anim.Ecol.44, 201-231 (1975).

JENNINGS, J.B.: Observations on the Nutrition of the Rhynchocoela Lineus ruber. Biol.Bull.Mar.Biol.Lab., Woodshole 119, 189-201 (1960).

JONES, N.S.: The Bottom Fauna and the Food of the Flatfish off the Cumberland Coast. J.Anim.Ecol.21, 182-205 (1952).

KITCHING, J.A. & F.J.EBLING : Ecological Studies at Lough Ine. Advandes in Ecol.Res.4, 197-291 (1967).

KUIPERS, B.: On the Tidal Migration of Young Plaice (Pleuronectes platessa) in the Wadden Sea. Neth.J. Sea Res.6, 376-388 (1973).

LINKE, O.: Die Biota des Jadebusens. Helg.Wiss.Meeresunters.1, 201-348 (1939).

MACER, C.T.: The Food Web in Red Wharf Bay (North Wales) with particular Reference to Young Plaice (Pleuronectes platessa). Helg.Wiss.Meeresunters.15, 560-573 (1966).

MEADOWS, P.S.: Experiments on Substrate Selection by Corophium Species: Films and Bacteria on Sand Particles. J.Exp.Biol.41, 499-511 (1964).

MURDOCH, W.W.: Switching in General Predators: Experiments on Predator Specifity and Stability of Prey Populations. Ecol.Monogr.39, 335-354 (1969).

MUUS, B.J.: The Fauna of Danish Estuaries and Lagoons. Medd. Danm.Fiskeri- og Havund.5, 1-316 (1967).

NEWELL, R.: Biology of Intertidal Animals. American Elsevier Pub.Comp., Inc.New York 1970.

NIELSEN, C.: Observations on Buccinum undatum L. Attacking Bivalves and on Prey Responses, with a short Review on Attack Methods of other Prosobranchs. Ophelia 13, 87-108 (1975).

NORTON-GRIFFITHS, M.: Some Ecological Aspects of the Feeding Behaviour of the Oystercatcher Haematopus Ostralegus on the Edible Mussle Mytilus edulis. Ibis 109, 412-424 (1967).

OLNEY, P.J.S.: The Food and Feeding Habits of Shelduck Tadorna tadorna. Ibis 107, 527-532 (1965).

PAINE, R.T.: Food Web Complexity and Species Diversity. Amer.Naturalist 100, 65-75 (1966).

-: The Pisaster-Tegula Interaction: Prey Patches, Predator Food Preference and Intertidal Community Structure. Ecology 50, 950-961 (1969).

-: A Short-Term Experimental Investigation of Resource Partitioning in a New Zealand Rocky Intertidal Habitat. Ecology 52, 1096-1106 (1971).

-: Intertidal Community Structure. Oecologia 15, 93-120 (1974).

PLAGMANN, U.: Ernährungsbiologie der Garnele (Crangon vulgaris F.). Helg.Wiss.Meeresunters.2, 113-162 (1939).

RASMUSSEN, E.: Systematics and Ecology of the Isefjord Marine Fauna. Ophelia 11, 1-507 (1973).

SACHS, L.: Statistische Auswertungsmethoden. Springer Berlin 1969.

SANDERS, H.L.: Marine Benthic Diversity: a comparative study. Amer.Naturalist 102, 243-282 (1968).

-, E.M.GOUDSMIT, E.L.MILLS, G.E.HAMPSON : A Study of the Intertidal Fauna of Barnstable Harbor, Mass.Limnol. Oceanogr.7, 63-79 (1962).

SMIDT, E.L.B.: The Effects of Ice Winters on Marine Littoral Faunas. Folia Geographica Danica II, 3 1-36 (1944).

THAMDRUP, H.M.: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna. Medd.Komm.Danm.Fiskeri- og Havunders. Serie Fiskeri 10, 2, 1-125 (1935).

THIJSSEN, R., A.J.LEVER & J. LEVER : Food Composition and Feeding Periodicity of O-Group Plaice (Pleuronectes platessa) in the Tidal Area of a Sandy Beach. Neth.J. Sea Res.8, 369-377.(1974).

VAAS, K.F., A.G.VLASBLOM & P.De KOEIJER : Studies on the Black Goby (Gobius niger, G.P.) in the Veerse Meer, SW Netherlands. Neth.J.Sea Res.9, 56-68 (1975).

WARWICK, R.M. & R.PRICE : Macrofauna Production in an Estuarine Mud-Flat. J.Mar.Biol.Ass.U.K.55, 1-18 (1975)

WATLING, L.: Analysis of Structural Variations in a Shallow Estuarine Deposit-Feeding Community J.Exp.Mar.Bio.Ecol.19, 275-313 (1975).

WHITTAKER, R.H.: Dominance and Diversity of Land Plant Communities. Science 147, 250-260 (1965).

WIESER, W.: Biotopstruktur und Besiedlungsstruktur. Helg.Wiss.Meeresunters.10, 359-376 (1964).

WOHLENBERG, E.: Beobachtungen über das Seegras, Zostera marina L., und seine Erkrankung im Nordfriesischen Wattenmeer. Nordelbingen 11, 1-19 (1935).

-: Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. Helg.Wiss.Meeresunters.1, 1-92 (1937).

WOODIN, S.A.: Polychaete Abundance Patterns in a Marine Soft-Sediment Environment: The Importance of Biological Interactions. Ecol.Monogr.44, 171-187 (1974).

Lebenslauf

Ich bin am 11.11.1946 in Kiel geboren, als sechstes und letztes Kind meiner Eltern Elja Reise, geb.Lejeune und Werner Reise. Zur Schule ging ich in Wrohe (Krs.Rendsburg) und in Flensburg. Am Alten Gymnasium Flensburg legte ich am 20.10.1966 die Reifeprüfung ab.

Am 9.4.1968 immatrikulierte ich mich an der Kieler Universität für das Biologie-Studium (Hauptfach Zoologie, Nebenfächer Botanik und Chemie). Zum fünften Semester wechselte ich zur Universität Würzburg. Einer Einladung des Instituto Antartico Chileno (INACH) folgend nahm ich als Meeresbiologe an einer Antarktis-Expedition (1970/71) teil. Anschließend schrieb ich mich an der Universität Göttingen ein (16.4.1971) und erhielt dort am 4.9. 1972 mein Diplom in Biologie. Die Prüfungsfächer waren Zoologie, Botanik, Biochemie und Chemie, die Diplomarbeit fertigte ich über 'Verteilungsmuster räuberischer Arthropoden am Waldboden' an.

Ein Stipendium ermöglichte mir ein Ergänzungsstudium für ein Jahr an der University of California, Davis, und der University of Washington, Friday Harbor Lab., um weitere Kenntnisse auf dem Gebiet der Ökologie und Meeresbiologie zu erwerben. Von Oktober 1973 bis März 1974 wurde ich am II.Zoolog.Institut der Universität Göttingen mit der Verwaltung einer Assistentenstelle beauftragt und begann anschließend mit der Promotionsarbeit über den 'Feinddruck auf die Wattfauna der Nordsee'.